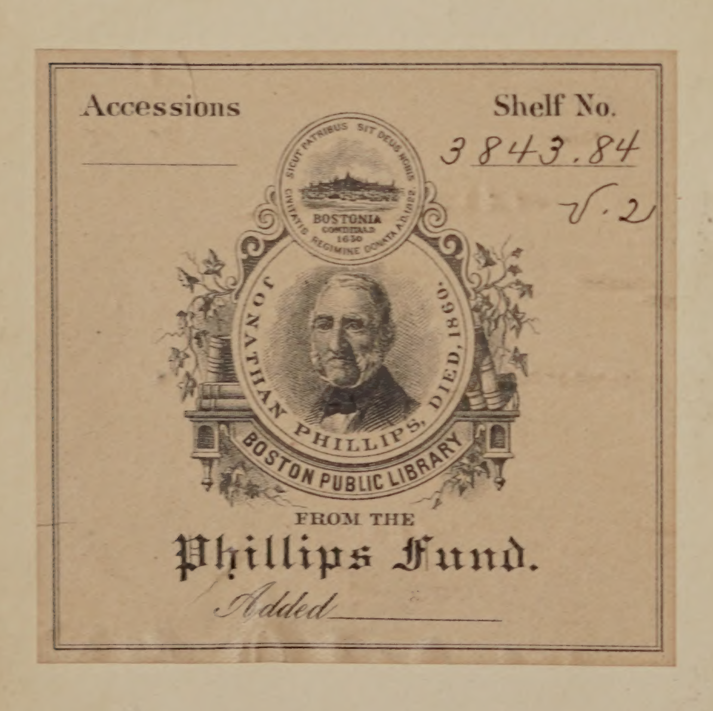
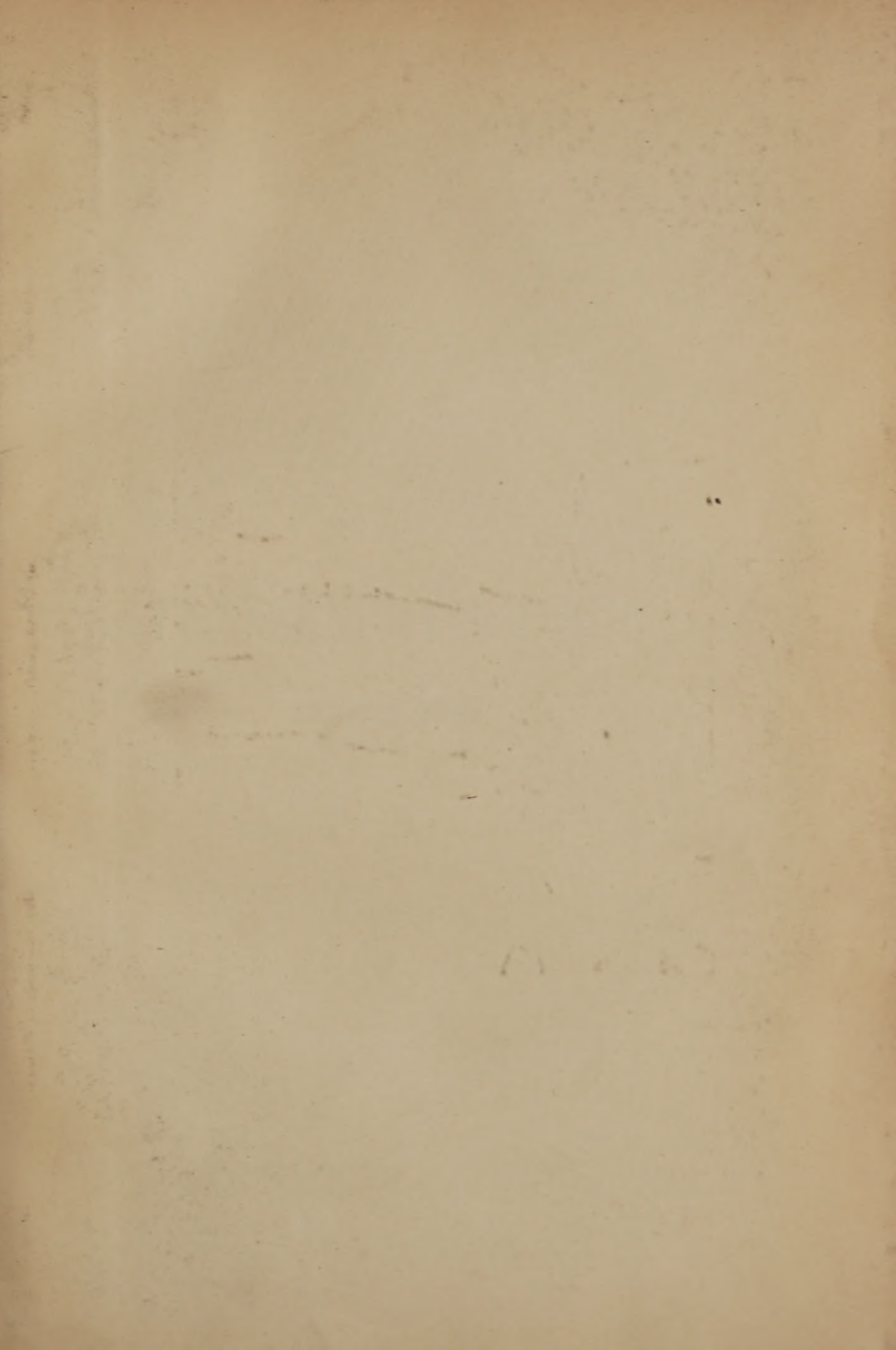
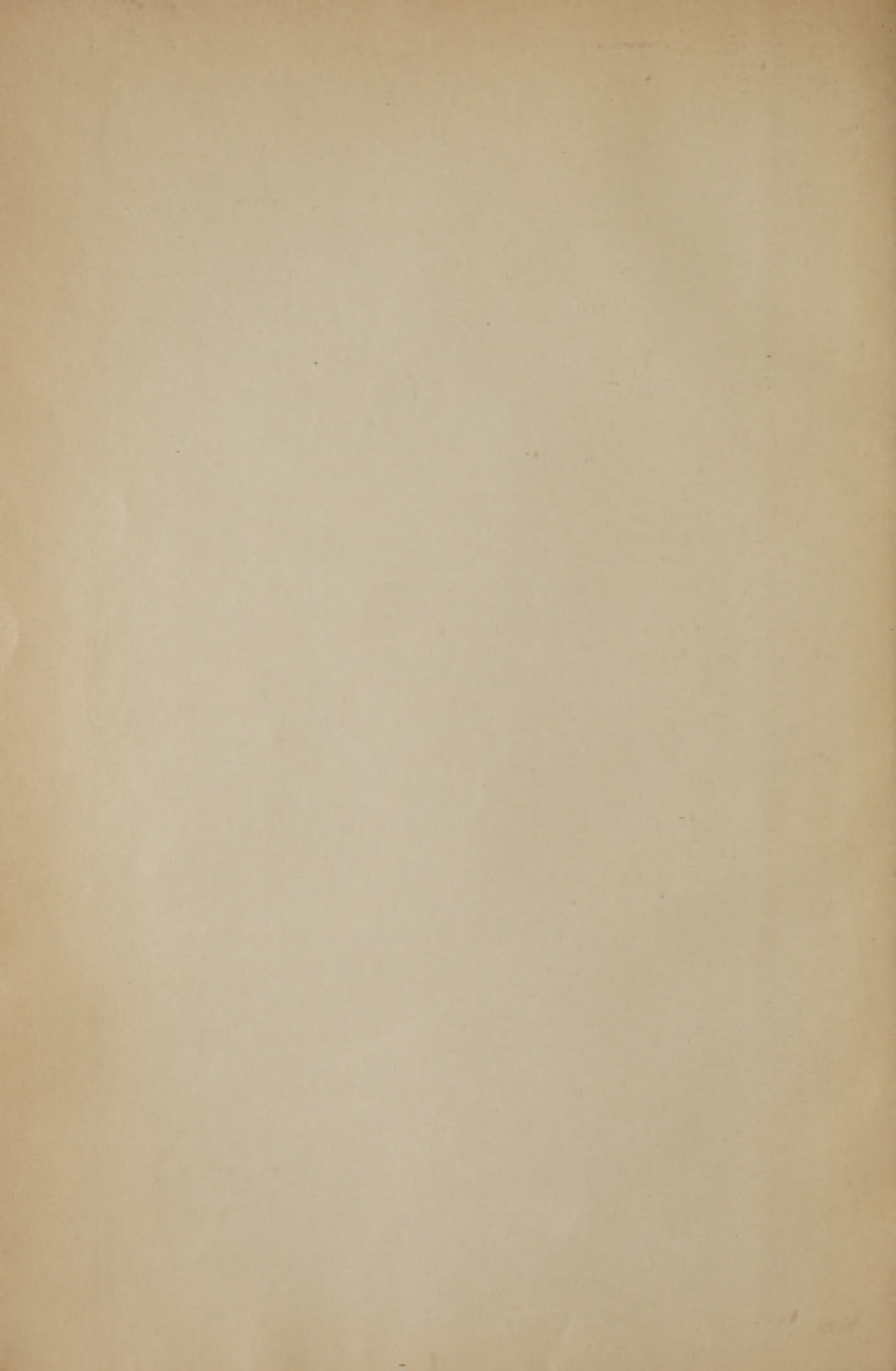


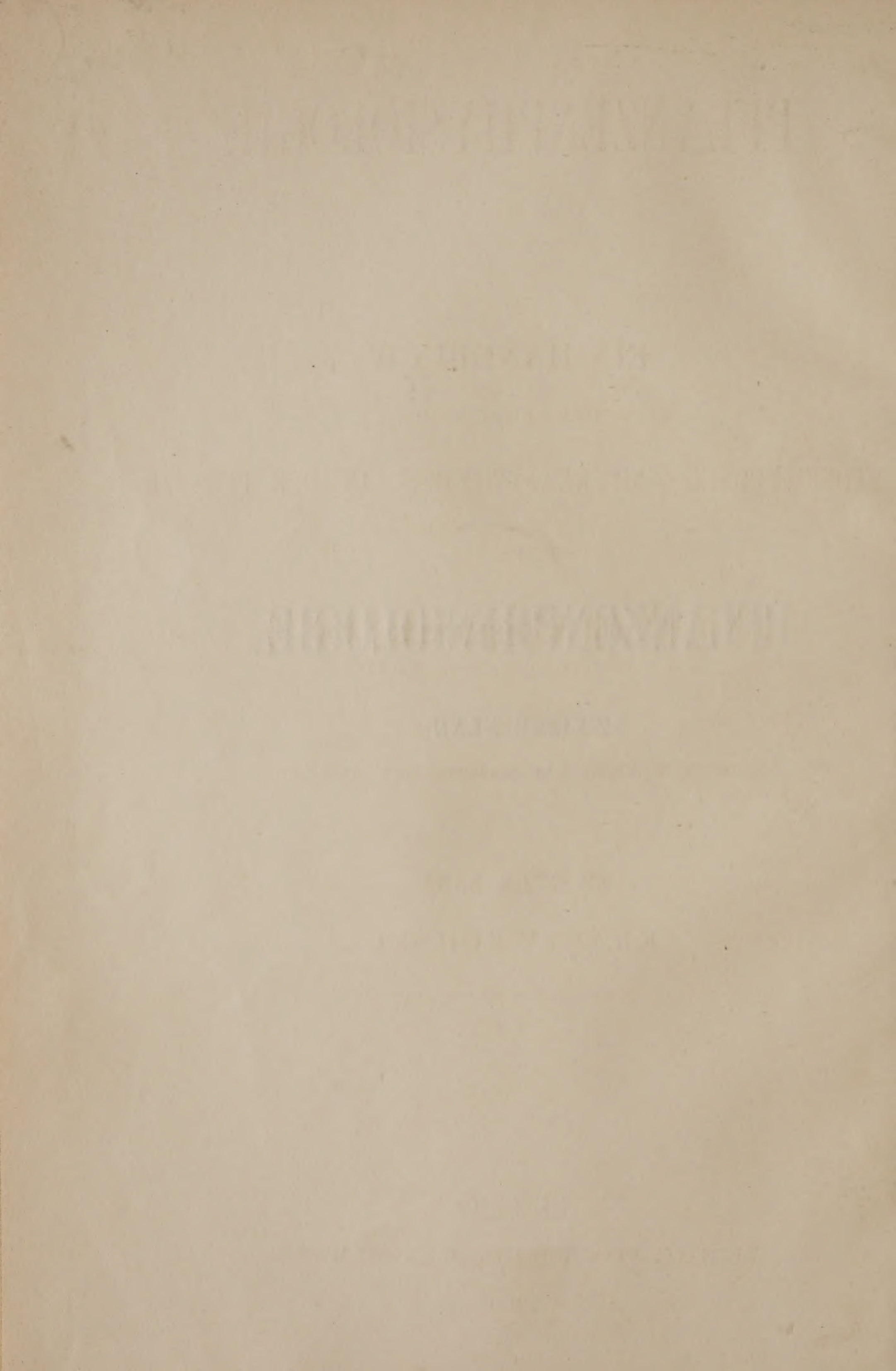

Accessions
Shelf No.
3843.84
v.2
SICUT PATRIBUS SIT DEUS NOBIS
BOSTONIA
CIVITATIS REGIMINE DONATA
JONATHAN PHILLIPS, DIED, 1860.
BOSTON PUBLIC LIBRARY
FROM THE
Phillips Fund.
Added





PFLANZENPHYSIOLOGIE

ZWEITER BAND



PFLANZENPHYSIOLOGIE

EIN HANDBUCH

DER LEHRE VOM

STOFFWECHSEL UND KRAFTWECHSEL IN DER PFLANZE

VON

DR. W. PFEFFER

O. Ö. PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT LEIPZIG

ZWEITE VÖLLIG UMGEARBEITETE AUFLAGE

ZWEITER BAND

KRAFTWECHSEL

MIT 91 ABBILDUNGEN IM TEXT

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1904

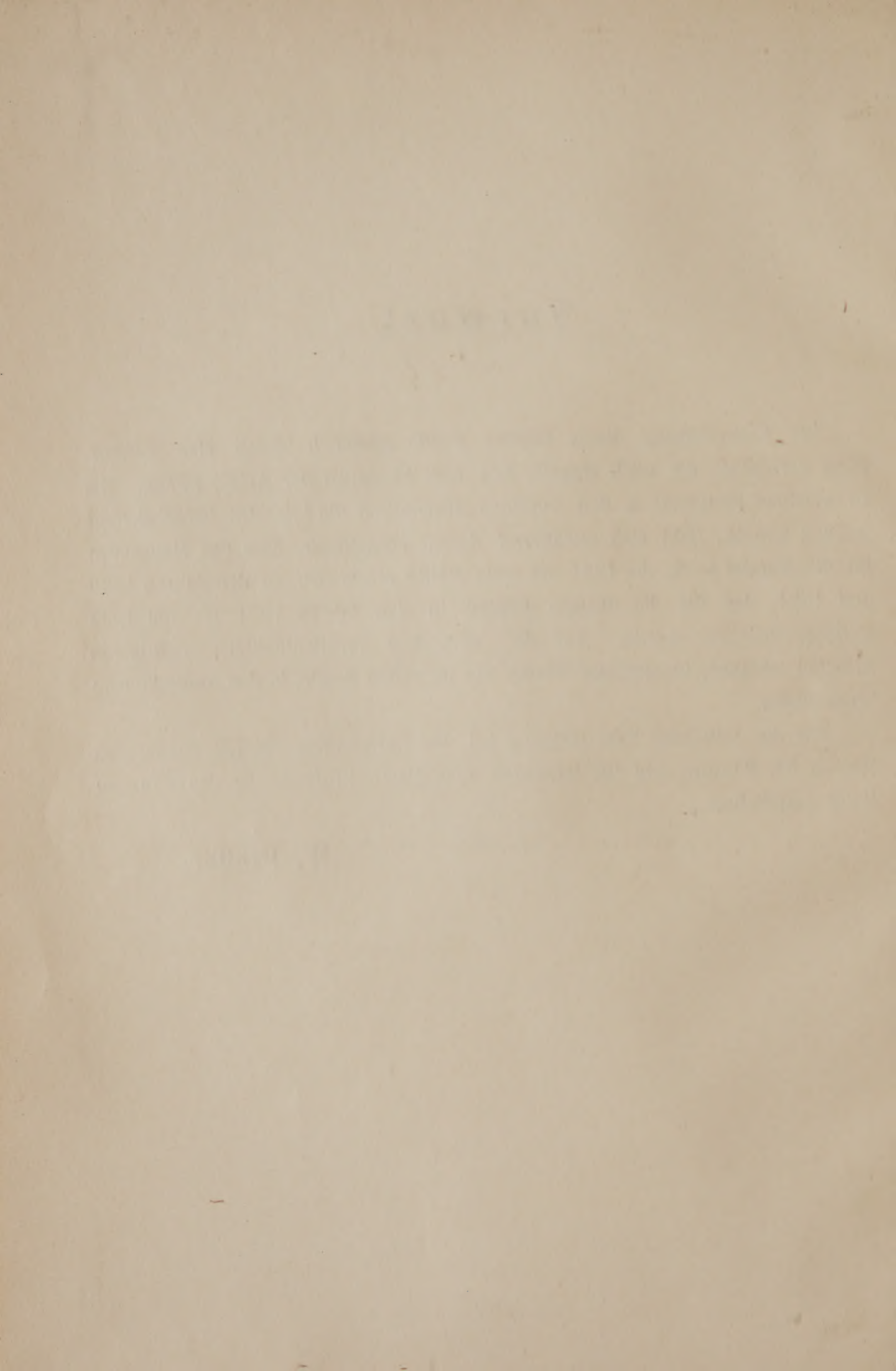
Phi

Vorwort.

Die Fertigstellung dieses Bandes wurde erheblich durch eine Erkrankung verzögert, die mich längere Zeit zum Einstellen der Arbeit zwang. Bis zu welchem Zeitpunkt in den einzelnen Abschnitten die Literatur berücksichtigt werden konnte, lässt sich annähernd daraus entnehmen, dass das Manuscript für die Kapitel I—X, die 1901 als erste Hälfte erschienen, in den Jahren 1900 und 1901, das für die übrigen Kapitel in den Jahren 1901 bis Juli 1903 niedergeschrieben wurde. Auf die inzwischen veröffentlichten, wichtigeren Arbeiten ist aber, in analoger Weise wie im ersten Bande, in den Anmerkungen hingewiesen.

Für die hilfreiche Unterstützung bei den Correcturen bin ich ausser den Herren Dr. Klemm und Dr. Giessler auch Herrn Professor Dr. Correns zu Dank verpflichtet.

W. Pfeffer.



Inhaltsübersicht.

Kapitel I. Die Wachsthumsbewegung. Seite

§ 1. Allgemeines 1
§ 2. Der Verlauf des Wachsthums unter constanten Aussenbedingungen 4
§ 3. Fortsetzung 9
§ 4. Dickenwachsthum und Verkürzung durch Wachsthum 15
§ 5. Wachsthumsschnelligkeit und Wachsthumsoscillationen 17
§ 6. Die Messung der Wachsthumsbewegung 22

Kapitel II. Mechanik des Wachsens.

§ 7. Allgemeines 26
§ 8. Wachsthumsmechanik der Zellhaut 30
§ 9. Fortsetzung 35
§ 10. Wachsthum der Stärkekörner 39

Kapitel III. Wachsthum und Zellvermehrung.

§ 11. Allgemeines 42
§ 12. Beziehungen zwischen Kern- und Zelltheilung 44
§ 13. Die mechanischen Mittel bei der Gewebedifferencirung 49
§ 14. Die Anordnung der Zellwandungen 52

Kapitel IV. Elasticitäts- und Cohäsionsverhältnisse des Pflanzenkörpers.

§ 15. Die Festigung der Pflanze 55
§ 16. Elasticität und Cohäsion der Zellhäute 60
§ 17. Elasticitäts- und Cohäsionsverhältnisse der Gewebe 63

Kapitel V. Gewebespannung.

§ 18. Allgemeines 67
§ 19. Entwickelung und Veränderung der Gewebespannung 72

Kapitel VI. Die Beeinflussung der Wachsthumsthätigkeit durch die Aussenbedingungen.

Abschnitt I. Allgemeines.

§ 20. Die formalen Bedingungen 76
§ 21. Allgemeines über formative Wirkungen 80

Abschnitt II.

§ 22. Einfluss der Temperatur 87

Abschnitt III. Einfluss des Lichtes.

§ 23. Allgemeines 96
§ 24. Photomorphotische Wirkungen 98
§ 25. Reaction der phototonischen Pflanze auf Beleuchtungswechsel 107
§ 26. Die Ursachen des Lichteinflusses 113
§ 27. Die Wirkung der Strahlen verschiedener Wellenlänge 117

Abschnitt IV. Seite

§ 28. Beeinflussung der Zuwachsbewegung durch Elektricität und Magnetismus. 122

Abschnitt V.

§ 29. Einwirkung der Schwerkraft auf das Wachsthum 123

Abschnitt VI. Beeinflussung des Wachsthums durch chemische Agentien.

§ 30. Beeinflussung der Zuwachsbewegung 127
§ 31. Einfluss des Sauerstoffs auf die Zuwachsbewegung 131
§ 32. Formative Erfolge durch chemische Mittel 133

Abschnitt VII. Einfluss des Wassergehaltes und des Turgescenzzustandes.

§ 33. Beeinflussung der Zuwachsbewegung 137
§ 34. Formative Erfolge 139

Abschnitt VIII. Beeinflussung des Wachsens durch mechanische Eingriffe.

§ 35. Mechanische Wirkungen 144
§ 36. Reizwirkungen durch Zug 148
§ 37. Anderweitige Reizwirkungen 150
§ 38. Traumatische Einflüsse 155

Kapitel VII. Die inneren Ursachen der specifischen Gestaltung.

§ 39. Allgemeine Orientirung 158

Abschnitt I. Die formative Determinirung der Zellen und der Organe.

§ 40. Allgemeines 163
§ 41. Weiteres über die formative Induction und die Specificität der Zellen und Organe 167
§ 42. Fortsetzung 174
§ 43. Induction von Dorsiventralität 180
§ 44. Induction der Verticibasalität 187

Abschnitt II. Correlation und Reproduction.

§ 45. Allgemeines über Correlationsvorgänge 195
§ 46. Fortsetzung 200
§ 47. Reproduction und Regeneration 204

Abschnitt III. Symbiotische Reactionserfolge.

§ 48. Morphogene Erfolge durch die symbiotische Wechselwirkung 209
§ 49. Transplantationen 214
§ 50. Näheres über die symbiotische Vereinigung und Wechselwirkung 217

Abschnitt IV. Rückblick auf die determinirenden inneren Factoren.

§ 51. Allgemeines 220
§ 52. Fortsetzung 224
§ 53. Allgemeiner Ausblick auf die Reizleitungen 230

Abschnitt V.

§ 54. Theoretisches 232

Kapitel VIII. Variation und Erblichkeit.

§ 55. Die inneren Bedingungen für eine erbliche Variation 235
§ 56. Thatsachen über die Variation 240

Kapitel IX. Rhythmik der Vegetationsprocesse.

§ 57. Allgemeines 247
§ 58. Die tägliche Periodicität der Zuwachsbewegung 252
§ 59. Die jährliche Periodicität 259

Seite
§ 60. Die Beeinflussung der Jahresperiode durch die Aussenbedingungen 264
§ 61. Das Zustandekommen der Jahresperiode 269
§ 62. Das Abstossen der Blätter und anderer Organe 276

Kapitel X. Widerstandsfähigkeit gegen extreme Einflüsse.

Abschnitt I.

§ 63. Allgemeines 279
§ 64. Fortsetzung 282

Abschnitt II. Widerstandsfähigkeit gegen Wärme und Kälte.

§ 65. Einfluss der supramaximalen Temperatur 288
§ 66. Gefrieren und Erfrieren 297
§ 67. Eisbildung in der Pflanze 306
§ 68. Die Ursachen des Erfrierens 314

Abschnitt III.

§ 69. Schädliche Wirkungen des Lichtes 318

Abschnitt IV. Einfluss der Wasserentziehung.

§ 70. Austrocknen 321
§ 71. Osmotische Einflüsse 329

Abschnitt V. Chemische Einflüsse.

§ 72. Allgemeines über Gifte 332
§ 73. Näheres über Giftwirkungen 339
§ 74. Fortsetzung 343
§ 75. Giftwirkung und chemische Constitution 349

Kapitel XI. Allgemeines über Bewegungen.

§ 76. Ausblick auf die verschiedenartigen Bewegungen 353
§ 77. Die Bewegungsursachen 358
§ 78. Die Mittel zur mechanischen Ausführung der Bewegungen 369

Kapitel XII. Krümmungsbewegungen.

Abschnitt I. Autonome Bewegungen.

§ 79. Vorkommen und Verbreitung 379
§ 80. Die inneren und äusseren Ursachen der autonomen Bewegungen 388
§ 81. Beeinflussung durch den Wechsel der Aussenbedingungen 394
§ 82. Die mechanische Ausführung der autonomen Bewegung 397

Abschnitt II. Rankenkletterer und Schlingpflanzen.

§ 83. Allgemeines 398
§ 84. Das Winden der Schlingpflanzen 400
§ 85. Weiteres über Schlingpflanzen 406
§ 86. Die Rankenkletterer 412
§ 87. Näheres über den Reizvorgang bei den Rankenpflanzen 420
§ 88. Die Veränderung der Wachsthumsthätigkeit der Ranken durch den Contactreiz und die Krümmungsmechanik 427

Abschnitt III. Krümmungsbewegungen durch mechanische und chemische Reizungen.

§ 89. Allgemeines über Stoss- und Tastreizungen 433
§ 90. Fortsetzung 441
§ 91. Bewegungen durch Stossreizungen 446
§ 92. Fortsetzung 453
§ 93. Bewegungen durch Tastreizung 458
§ 94. Chemonastische Reizbewegungen 462
§ 95. Fortleitung mechanischer und chemischer Reizungen 469

Abschnitt IV. Photo-, thermo- und hydronastische Krümmungsbewegungen. Seite

§ 96. Allgemeines 476
§ 97. Verbreitung der photonastischen und der täglichen Bewegungen 482
§ 98. Entstehung der photonastischen Tagesperiode 488
§ 99. Thermonastische Krümmungsbewegungen 493
§ 100. Hydronastische Krümmungsbewegungen 497
§ 101. Combinationserfolge 501
§ 102. Fortsetzung 506
§ 103. Mechanik der Nutationsbewegungen 513
§ 104. Mechanik der Variationsbewegungen 521
§ 105. Die Beeinflussung der aitionastischen Krümmungsbewegungen durch die Aussenbedingungen 529

Abschnitt V. Oeffnungs- und Schleuderbewegungen.

§ 106. 537

Kapitel XIII. Tropistische Krümmungsbewegungen.

Abschnitt I. Einleitung.

§ 107. Allgemeines 546
§ 108. Fortsetzung 552
§ 109. Fortsetzung 555

Abschnitt II. Uebersicht über das Vorkommen der verschiedenen Tropismen.

§ 110. Geotropismus 561
§ 111. Geotropismus. Methodisches 566
§ 112. Heliotropismus 572
§ 113. Heliotropische Wirkung der Strahlen verschiedener Wellenlänge 577
§ 114. Thermotropismus 579
§ 115. Chemotropismus und Osmotropismus 581
§ 116. Hydrotropismus 586
§ 117. Thigmotropismus. Rheotropismus. Traumatropismus 588
§ 118. Galvanotropismus 593
§ 119. Eigenrichtung und Substratrichtung 594

Abschnitt III. Die tropistischen Reizbedingungen und Reizprocesse.

§ 120. Beispiele für die räumliche Trennung von Perception und Action 599
§ 121. Beispiele für die autogene und aitiogene Veränderung der Reizbarkeit 609
§ 122. Fortsetzung 614
§ 123. Schwellenwerth, Inductionszeit und Reactionszeit 620
§ 124. Reizintensität und Excitation 624
§ 125. Die Reizbedingungen und der Reizprocess 629
§ 126. Fortsetzung 634
§ 127. Fortsetzung 639

Abschnitt IV. Die mechanische Ausführung der tropistischen Bewegungen.

§ 128. Allgemeines über den Verlauf und die Ausführung der Bewegungen 650
§ 129. Weiteres über die Krümmungsmechanik 660
§ 130. Die inneren Bewegungsursachen 667

Abschnitt V. Specielle Fälle.

§ 131. 673
§ 132. Fortsetzung 686

Kapitel XIV. Locomotorische Bewegungen und Plasmabewegungen.

Seite

Abschnitt I. Verlauf und Mechanik der Bewegungen.

§ 133. Allgemeines 696
§ 134. Schwimmbewegungen mit Hilfe von Cilien 699
§ 135. Gleitbewegungen 707
§ 136. Amöboide Bewegungen 712
§ 137. Mechanik der amöboiden Bewegungen 714
§ 138. Protoplasmaströmung 723
§ 139. Pulsirende Vacuolen 730
§ 140. Anderweitige Bewegungen im Protoplasma 738

Abschnitt II. Beeinflussung der locomotorischen Bewegungen und Plasmabewegungen durch äussere Factoren.

§ 141. Allgemeines 748
§ 142. Allgemeines über tropistische Reizungen 753
§ 143. Thermische Einflüsse 763
§ 144. Diffuse Lichtwirkungen 767
§ 145. Tropistische Lichtwirkungen 771
§ 146. Die photischen Orientirungen der Chloroplasten 779
§ 147. Einwirkungen der Schwerkraft 788
§ 148. Diffuse chemische Einwirkungen 793
§ 149. Chemotaxis und Osmotaxis 798
§ 150. Fortsetzung 805
§ 151. Fortsetzung 808
§ 152. Hydrische Einflüsse 814
§ 153. Mechanische Einwirkungen 816
§ 154. Galvanotaxis 820
§ 155. Cytotaxis 826

Kapitel XV. Erzeugung von Wärme, Licht und Elektricität.

Abschnitt I. Wärmebildung.

§ 156. Allgemeines 828
§ 157. Die Erwärmung der aeroben Pflanzen 837
§ 158. Wärmebildung bei anaerober Thätigkeit 844
§ 159. Die Temperatur des Pflanzenkörpers unter normalen Bedingungen 847

Abschnitt II. Die Production von Licht.

§ 160. 851

Abschnitt III. Die Production von elektrischen Spannungen in der Pflanze.

§ 161. 861
§ 162. Fortsetzung 869

Kapitel XVI. Ausblick auf die in der Pflanze angewandten energetischen Mittel.

§ 163. Ueberblick 875
§ 164. Die energetischen Factoren 879
§ 165. Fortsetzung 884
§ 166. Specielle Fälle 889

Register 896



Kapitel I.

Die Wachsthumsbewegung.

§ 1. Allgemeines.

Der zureichende Betriebsstoffwechsel ist die unerlässliche Voraussetzung für alle Thätigkeit und somit für alle Leistungen, die durch Vermittlung und im Dienste der Pflanze vollbracht werden. Zu diesen Leistungen zählt auch das Wachsthum, also diejenige Wachsthumsbewegung, durch deren regulatorische Leitung und Verwendung der specifische Entwickelungsgang der Pflanze erzielt wird. Diese und andere allgemeine Beziehungen sind in der Einleitung (Bd. I, Kap. I) geschildert, auf die hier verwiesen werden muss. An dieser Stelle ist u. a. auch hervorgehoben, dass, wie es nicht anders sein kann, die erblich überkommenen Eigenschaften — sagen wir kurz die specifische Organisation oder specifische Structur — den Verlauf der Ontogenese bestimmen, dass ferner Hand in Hand mit dem Fortschreiten der Entwickelung selbstthätig und selbstregulatorisch eine Verstellung der maassgebenden Constellationen erzielt und dadurch die formative Thätigkeit in der für eine jede Pflanzenart specifischen Weise gelenkt wird. Leider haben wir aber nicht eine genügende Einsicht in das Lebensgetriebe, um, wie es bei einem wohlbekannten Mechanismus möglich ist, die Leistungen als nothwendige Folge aus den maassgebenden Constellationen, also aus Bau und Betrieb, ableiten zu können. Desshalb ist auch eine solche deductive Behandlung unmöglich, mit der das ideale Ziel der Physiologie und die Möglichkeit einer leichten Orientirung in der Mannigfaltigkeit der Leistungen erreicht sein würde.

Um aber bei einer derartigen Sachlage ein Bild unserer Erfahrungen und Auffassungen zu entwerfen, dürfte es vortheilhaft sein, unter Abstraction von morphologischen Besonderheiten zunächst das Wesen und den Verlauf der formativen Wachsthumsthätigkeit unter normalen und constanten Aussenbedingungen zu kennzeichnen und darauf (Kap. II) die mechanische Ausführung des Wachsens, also die allgemeine Wachsthumsmechanik zu behandeln. Das Kap. VI ist dann der Bedeutung und dem Einfluss der äusseren Bedingungen (Factoren), Kap. VII den inneren Factoren gewidmet.

Das Kap. VII umfasst naturgemäss die schwierigsten Probleme, in die eine tiefere Einsicht nur theilweise und immer nur in lückenhafter Weise gewonnen ist. Denn es handelt sich um die Gesammtheit des verwickelten Waltens und

Schaffens, durch das die Thätigkeiten und Leistungen erzielt und regulirt werden. Zu den mitwirkenden Factoren zählen somit auch die mannigfaltigen (auslösenden und mechanischen) Wechselwirkungen zwischen den Organen, zwischen den Zellen und innerhalb des Protoplasten, durch welche die Partialfunctionen regulatorisch gelenkt und je nach den Zielen in verschiedener Weise zu einheitlichem Zusammenwirken combinirt werden (Bd. I, § 4; II, Kap. VII).

In einer jeden formativen Leistung tritt uns das Resultat der Eigenthätigkeit des Organismus, also eine Automorphose, entgegen, und dieses ist auch dann der Fall, wenn durch die äusseren Bedingungen die formative Wachsthumsthätigkeit im zeitlichen Verlaufe modificirt oder in andere Bahnen gelenkt wird. Demgemäss ist, wenn wir von Photomorphose, Chemomorphose, Barymorphose u. s. w. reden, zunächst nur die Qualität des äusseren Anstosses gekennzeichnet, aber damit keine Einsicht in die Kette von Actionen und Factoren gewonnen, die zu der Modification der Thätigkeit und zu dem endlichen Erfolge führte (I, § 4; II, Kap. VI und VII). Jedoch auch ohne eine nähere Einsicht in die Causalverkettungen sind diese und ähnliche Erfahrungen von hoher Bedeutung, da sie in jedem Falle specifische Eigenschaften und Fähigkeiten kennzeichnen. Auch ist es möglich, auf Grund solcher Erfahrungen die Existenzbedingungen eines Organismus zu präcisiren und die Bedeutung bestimmter Aussenbedingungen für die Hemmung oder Förderung der Wachsthumsthätigkeit oder für die Erzielung bestimmter formativer Erfolge zu beurtheilen.

Nach der Erreichung und der Fixirung der äusseren Form durch morphogenes oder formatives Wachsthum können sich natürlich im Inneren noch Wachsthumsprocesse abspielen (ausbauendes oder inneres Wachsthum). Es genügt, hier an das gleitende Wachsthum gewisser Zellen (II, § 13), an die Verdickung von Zellwänden, an die Bildung und das Wachsthum von Stärkekörnern, sowie von Krystallen (Calciumoxalat, Proteinkrystalle) zu erinnern. In dem letztgenannten Falle handelt es sich offenbar um ein einfaches Auskrystallisiren, das nur die Production oder die Zusammenführung der bezüglichen Stoffe voraussetzt. Dagegen kommt vielleicht schon bei der Stärke, jedenfalls aber bei der Bildung und dem Wachsthum der Zellwand, die besondere organisatorische Thätigkeit des Protoplasten in Betracht. Jedoch dreht es sich auch bei der Zellhaut um ein an sich nicht lebendiges Product, um eine Partialfunction, in die im allgemeinen eher eine Einsicht zu gewinnen sein wird, als in das verwickelte Getriebe des lebendigen Protoplasten (I, Kap. II). Wie dieses, bietet auch das damit verknüpfte Wachsen des Protoplasten und seiner Organe das fundamentale, aber auch das schwierigste Problem der organisatorischen Thätigkeit. Auf dieses vitale Getriebe in dem normalen, beziehungsweise in dem dauernd oder transitorisch modificirten Protoplasten stossen wir auch immer bei dem Studium der überaus mannigfaltigen Wechselwirkungen der Zellen. Auch hierbei ist es klar, dass die in dem Protoplasten sich abspielenden Vorgänge noch schwieriger zu präcisiren sind, als die Mittel, durch welche die wechselseitige Beeinflussung von Zellen oder Organen erzielt wird.

Die mannigfachen Wachsthumsvorgänge lassen sich natürlich nach der formalen Erscheinung, nach Vermittlung und Ausführung, nach Zielen und Zwecken

in verschiedener Weise rubriciren. Jedoch ist es z. B. nicht nöthig, für Wachsthum mit oder ohne Zelltheilung oder durch Zellverschmelzung besondere Kunstausdrücke einzuführen[1]). Von Wachsthum durch Intussusception und Apposition wird in II, Kap. II, von gleitendem Wachsen in II, § 13 die Rede sein. Es liegt übrigens in der Natur der Sache, dass es keine übergangslosen Abgrenzungen geben kann. Zudem liegt es in der Hand des Menschen, »Wachsthum« im engeren oder weiteren Sinne zu umgrenzen. Jedoch wird man im allgemeinen alle formativen Vorgänge, die zu einer bleibenden Aenderung der Gestaltung führen, als Wachsthum bezeichnen. Ein solcher Vorgang ist der Regel nach mit einer Volumzunahme verknüpft, die z. B. auch dann eintritt, wenn ein Gewebecomplex nur durch Vergrösserung der luftführenden Intercellularen, also ohne Zunahme der organisirten Masse wächst. Vergrössert sich aber ein Organ in einer Richtung, während es gleichzeitig in einer anderen Richtung an Durchmesser abnimmt (vgl. II, § 4), so kann eine bleibende Formänderung ohne Zunahme des Volumens zu Stande kommen.

Nach dem hier und an anderen Stellen (I, Kap. I; II, Kap. II u. s. w.) Gesagten ist es selbstverständlich, dass das organisatorische Wachsen das Resultat einer verwickelten Thätigkeit ist, in welcher Energiewechsel, Stoffwechsel und realisirte Leistungen in wechselseitiger Verkettung und Regulation zusammenwirken. Bei richtiger Würdigung dieser Beziehungen ergiebt sich ohne weiteres, dass und warum der Energie- und Stoffwechsel zwar unerlässliche Bedingungen sind, jedoch auch bei Fortdauer beider das Wachsthum dauernd oder zeitweise zum Stillstand kommen kann. Auch in einer Fabrik kann die Arbeit ruhen, obgleich die Dampfmaschine im Gange ist und somit die generelle Betriebskraft zur Verfügung steht. Beide, Fabrik und Organismus, können natürlich ihre Thätigkeit auf die Dauer nur dann aufrecht halten, wenn das zu verarbeitende Material und die Betriebsenergie in zureichender Weise zur Verfügung stehen und dementsprechend zugeführt werden. Damit ist also auch die Bedeutung des Nahrungsgewinnes für den Stoffwechsel und für die Leistungen des Organismus im allgemeinen gekennzeichnet.

Wachsthumsthätigkeit und alles was damit erreicht wird (also auch jede Entwickelung) bilden einen integrirenden Theil der Physiologie, dessen causale Erforschung nur unter Berücksichtigung des ganzen vitalen Getriebes möglich ist. In diesem Sinne ist auch die Sachlage in der Botanik schon seit langer Zeit aufgefasst und gehandhabt[2]); ja schon zu Anfang des 19. Jahrhunderts hatte ein grosser Theil der experimentellen Untersuchungen die causale Erforschung

---

1) Vgl. Wiesner, Elementarstructur 1892, p. 194, 222; Roux, Ergebnisse d. Anatomie u. Entwickelungsgesch. von Merkel u. Bonnet 1892, Bd. 2, p. 434; Programm d. Forschungsmethoden d. Entwickelungsmechanik 1897, p. 28. — Auf die Verschiedenartigkeit des Wachsens wurde auch schon hingewiesen von Meyen, Pflanzenphysiol. 1838, Bd. 2, p. 336.

2) Vgl. u. a. die I. Aufl. dieses Werkes 1881, Bd. I, Einleitung, Bd. II, Kap. 4, 5 u. s. w.; Sachs, Lehrbuch der Botanik 1873; Vöchting, Ueber Organbildung im Pflanzenreich 1878, p. 4, 241 u. s. w. — An verschiedenen Stellen ist auch nicht nur auf das practisch erreichte Rücksicht genommen, sondern auch auf die ferneren und endlichen Ziele hingewiesen. Bemerkenswerth ist auch, trotz vieler Irrthümer im Einzelnen, das Streben Hofmeister's (Allgem. Morphologie 1868), die morphologische Entwickelung und Gestaltung thunlichst auf physiologischen Boden zu stellen. Andererseits versuchte z. B. Nägeli (Die Stärkekörner 1858) die Wachsthumsmechanik und die specifische Gestaltung der Stärkekörner sogar bis auf die molecularen Vorgänge zu verfolgen und aus diesen zu erklären (vgl. dieses Buch Bd. II, § 10).

einzelner bestimmt gerichteter Wachsthumsvorgänge zum Ziele. Erfreulicherweise sind solche physiologischen Studien in jüngerer Zeit auch auf zoologischem Gebiete von verschiedenen Forschern (Roux, O. und R. Hertwig, Herbst, Driesch, Loeb etc.) energisch und zielbewusst in Angriff genommen, während sich bisher die Thierphysiologie fast nur mit den anderweitigen Functionen (Erhaltungsfunctionen) des Organismus beschäftigt hatte[1]. Diese Beschränkung kann indess keinen zureichenden Grund abgeben, die Entwickelungsphysiologie, oder wie sie Roux[2] nennt, die Entwickelungsmechanik, als eine von der Physiologie abzutrennende Disciplin hinzustellen.

Im Princip kommen in diesen zoologischen entwickelungsmechanischen Arbeiten dieselben Fragestellungen und Forschungsmethoden zur Anwendung, wie in den analogen pflanzenphysiologischen Studien. Auch darf wohl behauptet werden, dass die verschiedenen theoretischen Erörterungen dieser Probleme (Driesch, Roux etc.) nur mit den Factoren operiren, die dem Wesen nach in der Pflanzenphysiologie nicht nur anerkannt, sondern auch practisch angewandt wurden und werden.

§ 2. Der Verlauf des Wachsthums unter constanten Aussenbedingungen.

Der specifische Verlauf der Ontogenese der ganzen Pflanze und der einzelnen Organe lehrt ohne Weiteres, dass die Mannigfaltigkeit der Formenwandlung, der Neubildung und der endlichen Gestaltung erzielt wird, indem die Wachsthumsthätigheit in selbstregulatorischer Weise örtlich und zeitlich in verschiedenem Maasse einsetzt und thätig ist[3]. Dabei ist bei der Mehrzahl der Pflanzen (den Somatophyten) die Bildungsthätigkeit auf die Herstellung und den Ausbau von ausgewachsenen Körpertheilen und Organen berechnet. Jedoch lehren Bacterien, Spirogyra, Oscillaria und andere Asomatophyten, dass eine Differencirung in ausgewachsene (somatische) und wachsthumsthätige (asomatische, embryonale) Theile keine generelle und unbedingte Nothwendigkeit ist. Denn bei den Asomatophyten vermag jede einzelne Zelle den embryonalen Zustand zu bewahren und sich demgemäss in derselben Weise wie die Ahnen durch Wachsthum und Theilung fortzubilden und zu vermehren. Ein solches Verhalten ist indess nur bei kleinen und niederen Organismen möglich, da die Ausgestaltung von Organen und Geweben besonderer morphologischer und functioneller Bedeutung eine bestimmte Differencirung fordert (vgl. Bd. I, § 6), da ferner die embryonalen Zellen ungeeignet sind, um bei grösseren Pflanzen die genügende Festigkeit und Tragfähigkeit herzustellen (II, Kap. IV).

1) Uebrigens wurde z. B. von Cl. Bernard (Leçons s. l. phénomènes d. l. vie 1885, Bd. I. p. 390) die causale Aufhellung der Entwickelungsprocesse nachdrücklich als eine der Aufgaben der Thierphysiologie bezeichnet.

2) W. Roux. Programm u. Forschungsmethoden d. Entwickelungsmechanik 1897, p. 171 und die hier citirte Literatur. — Uebrigens kommt es nicht auf Namen, sondern auf Thaten an. Ueber den Umfang der Physiologie in unserem Sinne vgl. Pfeffer, Physiologie II. Aufl., Bd. I. p. 8. Ferner z. B. H. Driesch, in Ergebnisse d. Anatom. u. Entwickelungsgesch. von Merkel u. Bonnet 1898, Bd. 8, p. 712.

3) Auf den morphologischen Aufbau. sowie auf die Entwickelungsgeschichte etc. haben wir nicht einzugehen. Man vgl. hierüber z. B. Hofmeister, Allgem. Morphologie 1868; Goebel, Vergl. Entwickelungsgeschichte d. Pflanzenorgane 1883, Organographie der Pflanzen 1898.

Da aber die somatischen Theile nicht fortbildungsfähig sind und nach kürzerer oder längerer Lebensdauer unvermeidlich dem Tode anheimfallen[1]), so ist bei den Somatophyten die Conservirung embryonaler Zellen unerlässlich für die Erhaltung der Art. In der That sind Eizelle, Spore, Steckling und andere Vermehrungsmittel nur durch ihren embryonalen Zustand, bezw durch den Besitz von embryonalen Theilen zur Fortbildung und zur Reproduction eines neuen Individuums befähigt. Jedoch ist es bei den Somatophyten nicht nur auf die Production der sich von den Mutterpflanzen ablösenden Fortpflanzungsmittel abgesehen, sondern zumeist auch auf die Erhaltung von embryonalen Zellen und Geweben, die im Verbande und im Anschluss an die auswachsenden Theile eine weitere Fortbildung und Ausgestaltung einzelner Organe und des Individuums ermöglichen. Auf diese Weise pflegen die meisten Asomatophyten bis an ihr Lebensende zu wachsen und zu produciren. Das wird bekanntlich durch das Urmeristem (Vegetationspunkte und Vegetationszonen) vermittelt, das sich in seiner Thätigkeit selbst dauernd verjüngt und zugleich für die Schaffung des Zellenmaterials sorgt, durch dessen Fortbildung und Ausgestaltung der Zuwachs der bestehenden Theile, sowie die Production von neuen Organen besorgt wird. In dieser Weise arbeitet das conservirte embryonale Gewebe sowohl bei einjährigen Pflanzen als auch bei Bäumen, bei denen alljährlich neue Triebe entstehen und die absterbenden Blätter durch neue ersetzt werden, bei denen ferner das Dickenwachsthum von Holz und Rinde durch den Cambiumring vermittelt wird. Aber nicht nur in diesem, sondern auch in vielen anderen Fällen werden intercalare Vegetationszonen von kurzer oder langdauernder Thätigkeit zur Erreichung bestimmter Ziele und Zwecke ausgebildet[2]).

In diesem dauernden Wachsen und Neugestalten besitzt die Mehrzahl der Pflanzen, im Vereine mit der Fixirung an die Scholle, Eigenschaften, durch die ihrem Lebenslaufe ein wesentlich anderer Character aufgeprägt wird, als dem der Thiere, die noch lange fortleben, nachdem die äussere Gestaltung vollendet ist. Jedoch handelt es sich auch in dieser Hinsicht nicht um einen durchgreifenden Unterschied zwischen beiden Reichen, denn unter den niederen animalischen Organismen fehlt es nicht an solchen (Infusorien etc.), bei denen die Differencirung eines somatischen Theiles nicht zu Stande kommt.

In allen Fällen aber folgt aus der empirischen Erfahrung, dass jedes Lebewesen von Seinesgleichen abstammt, dass die Continuität der fortbildungsfähigen, d. h. der embryonalen Substanz des Keimplasmas (I, p. 49; II, Kap. VII) für die Erhaltung des Lebendigen unerlässlich ist, oder mit anderen Worten ausgedrückt, dass die consecutiven Generationen durch die embryonale Substanz zu einem einheitlichen, sich rhythmisch wiederholenden Lebensprocess verknüpft sind. Da aber die Ontogenese einer Species immer wieder mit derselben embryonalen Substanz, derselben bestimmt organisirten Masse beginnt, so ist damit auch immer wieder dieselbe Entwickelungsbahn vorgeschrieben.

Diese Wiederholung vollführen bei den Somatophyten natürlich nicht diejenigen

---

1) Ueber die Lebensdauer somatischer und embryonaler Zellen vgl. II, § 64.

2) Bspl. u. a. bei Goebel, Entwickelungsgesch. d. Pflanzenorgane 1883, p. 153, 179, 212 etc.; Hofmeister, Allgem. Morphol. 1868, p. 420, 465 u. s. w. Einige Angaben auch in II, § 3.

Zellen, die zur Formirung der verschiedenen somatischen Organe und Gewebe dienen und demgemäss bis zu der endlichen Ausbildung einen specifisch gelenkten Entwickelungsgang durchlaufen. In diesem Entwickelungsgang wird dann häufig ein sehr ansehnliches Wachsthum ausgeführt, durch welches z. B. die embryonale Anlage eines Internodiums von Humulus, Phaseolus u. s. w. um mehr als das Hundertfache verlängert und ebenso eine winzige Blattanlage zu einem mächtigen Laubblatt ausgestaltet wird. Der Beginn solcher Ausgestaltung (Streckung) ist gewöhnlich von Zelltheilung begleitet, die mehr und mehr nachlässt, so dass gerade das schnellste und ausgiebigste Wachsthum vorwiegend oder allein durch Zellstreckung erreicht wird (Definition von Wachsthumsschnelligkeit siehe II, § 5).

Bei solchem Walten wird somit die schnellste Wachsthumsbewegung in der Streckungszone ausgeführt und es genügt demgemäss eine geringe Zuwachsthätigkeit im Urmeristem, um einen sehr ansehnlichen Gesammtzuwachs zu erzielen (vgl. II, § 3). Jedoch arbeiten nicht alle Pflanzen und Pflanzentheile nach diesem Schema, das ohnehin nicht für die Asomatophyten passt, unter denen z. B. die Bacterien eine ungemein schnelle Zuwachsbewegung in den embryonalen Zellen vollbringen (II, § 5). Ferner ist bei vielen sehr schnell wachsenden Pilzfäden (Botrytis[1], Mucorineen[2], Aspergillus u. s. w.) das Wachsthum auf den äussersten Spitzentheil, auf eine Zone beschränkt, deren Länge theilweise nicht einmal den geringen Durchmesser der Pilzhyphe zu erreichen scheint. Aehnliche Verhältnisse finden sich z. B. bei gewissen Algen (Vaucheria, Caulerpa[3]) etc.), bei Moosprotonemen, bei Rhizoiden, sowie auch bei Wurzelhaaren[4]), also bei Organen von Phanerogamen. Jedenfalls nimmt also Sachs[5]) mit Unrecht an, dass in dem embryonalen Scheitel nie die ausgiebigste Zuwachsbewegung liege und liegen könne. Uebrigens wird nach Westermaier[6]) auch bei verschiedenen Gefässkryptogamen das schnellste Wachsthum (Volumzunahme) in der Scheitelzelle oder nahe bei dieser ausgeführt.

Thatsächlich ist es gar nicht möglich, dass alle Pflanzen und Pflanzentheile nach einer eng begrenzten Schablone arbeiten. So bieten die einzelligen Somatophyten Vaucheria, Mucor etc. ein Beispiel, dass zwar der ganze Protoplast den embryonalen Zustand bewahrt, das Wachsthum der Zellhaut und somit der Pflanze aber nur an der Spitze stattfindet. Dasselbe ist der Fall bei Aspergillus, Penicillium, Sphacelaria[7]) etc., bei welchen aber in einiger Entfernung von der Spitze, in den ausgewachsenen Theilen, eine Fächerung der Zelle eintritt. Da-

---

1) Reinhardt, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 23, p. 494, 554 und die dort citirte Lit.; Eidam, Cohn's Beiträge 1887, Bd. 4, p. 209.

2) Errera, Bot. Zeitung 1884, p. 535, 564.

3) Askenasy, Neue Methode, d. Vertheilung d. Wachsthumsintensität zu bestimmen 1878, p. 28 (Separat a. Verhdlg. d. naturw.-med. Vereins zu Heidelberg, N. S. Bd. II, Heft 2); Berthold, Protoplasmamechanik 1886, p. 274; Reinke, Ueber Caulerpa 1899, p. 71 (Separat a. Wissenschaftl. Meeresunters., Kiel N. F. Bd. 5).

4) Haberlandt, Function u Lage des Zellkerns 1887 u. Oesterr. Bot. Zeitschrift 1889, Nr. 3; Reinhardt l. c., p. 552; Sokolowa, Wachsthum d. Wurzelhaare u. Rhizoiden 1897.

5) Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiol. 1887, II. Aufl., p. 558.

6) Westermaier, Jahrb. f. wiss. Bot. 1879—81, Bd. 12, p. 439.

7) Geyler, Jahrb. f. w. Bot. 1865—66, Bd. 4, p. 479; Pringsheim, Ueber d. Gang d. morphol. Differencirung d. Sphacelarien-Reihe 1873, p. 145.

gegen schliessen sich Characeen, Pterothamnion, Callithamnion u. s. w.[1]) den Laubsprossen darin an, dass die von der Scheitelzelle abgeschnittenen Segmente durch fernere, und z. Th. durch sehr erhebliche Streckung ihre definitive Ausgestaltung gewinnen. Auch bei vielen Hutpilzen und anderen grösseren Pilzen[2]) findet ein sehr ansehnliches Streckungswachsthum statt.

In dem Entwickelungsgang, wie er nun einmal für die Spross- und Wurzelsysteme der Blüthenpflanzen üblich ist, werden natürlich zunächst mit Hilfe der embryonalen Zellen die Anlagen geschaffen und damit Zahl und Stellung der Organe bestimmt, die dann durch weitere Fortbildung ihre endliche Gestaltung erreichen. Man kann desshalb mit Sachs[3]) den erstgenannten Abschnitt als morphologische Periode, den folgenden Abschnitt als physiologisch-ökologische Periode bezeichnen. Nur darf man nicht vergessen, dass die Entwickelung continuirlich ist und dass demgemäss keine scharfe Abgrenzung dieser Perioden möglich ist.

Auch lässt sich keine scharfe Grenze zwischen somatischen und embryonalen Zellen ziehen. Denn abgesehen davon, dass unter Umständen typische Vegetationspuncte für immer ruhen, giebt es zahlreiche Beispiele dafür, dass Zellen normalerweise den somatischen Character annehmen und bewahren, bei Verletzungen und anderen Eingriffen aber zur embryonalen Thätigkeit zurückkehren (II, § 47). Ebenso werden Somatophyten und Asomatophyten durch Uebergangsglieder verknüpft. Zu diesen zählt u. a. die schon erwähnte Vaucheria mit ihrem embryonalen Protoplasten. Ausserdem begnüge ich mich mit dem Hinweise, dass z. B. gewisse Schimmelpilze als Somatophyten, in der Hefeform (II, § 32) aber als Asomatophyten wachsen.

In diesen und anderen Erwägungen ist es begreiflich, dass der Character der Zelle nicht in allen Fällen durch das mikroskopische Bild gekennzeichnet wird. Allerdings sind die Zellen in den typischen Vegetationspuncten der höheren Pflanzen durch die reichliche Ausstattung mit Protoplasmamasse und durch einen relativ ansehnlichen Kern ausgezeichnet. Dass aber dieses nicht eine generelle Bedingung für die embryonale Eigenschaft ist, lehren z. B. die Zellen von Spirogyra, die neben der dauernden Selbstverjüngung die Gesammtheit der vitalen Functionen zu vollbringen haben. Es muss also dahingestellt bleiben, ob die besagte Gestaltung im Urmeristem hauptsächlich darauf berechnet ist, das Streckungswachsthum unter Bildung von Vacuolen, also ohne wesentliche Vermehrung der Protoplasmamasse auszuführen (I, p. 36), oder ob, was wahrscheinlicher ist, diese Zusammendrängung des Protoplasten auf kleinen Raum noch anderweitige Bedeutung hat (II, Kap. II und III).

Immer liegt es aber im Wesen der Entwickelung, dass jede Zelle und jedes Zellenstück, jedes Organ, sowie die ganze Pflanze aus inneren Ursachen einen specifischen Entwickelungsgang (Ontogenese), die »Entwickelungsperiode« oder

1) Nägeli, Pflanzenphysiol. Unters. 1855, Bd. I, p. 60; Askenasy, l. c. p. 28.

2) de Bary, Morphol. u. Biologie d. Pilze 1884, p. 53; A. Möller, in Schimper's botan. Mitthlg. a. d. Tropen 1895, Heft 7, p. 119 etc.

3) Eine nähere Ausmalung für dieses Schema bei Sachs, Flora 1893, p. 217. Uebrigens sind diese Verhältnisse bereits von Harting (Linnaea 1847, Bd. 19, p. 474) in den Hauptzügen richtig gesehen und gedeutet. Vgl. Wiesner, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1883, Bd. 58, Abth. 1, p. 464.

»grosse Periode«[1]) schnell oder langsam durchlaufen. In dieser Entwickelungsperiode, die einen Anfang und ein Ende hat, wird naturgemäss die Thätigkeit in irgend einer Phase ein Maximum erreichen, gleichviel ob die Curve secundäre Maxima aufzuweisen hat oder nicht. Es gilt dieses übrigens ebenso für die Entwickelung der Pflanzen, wie für die Entwickelung des Menschen, dessen geistige und körperliche Fähigkeiten mit der allmählichen Ausbildung in irgend einer Periode des Lebens zu dem Höhepunkt gelangen. Auch ist es selbstverständlich, dass die grosse Periode der einzelnen Organe und Functionen einen zeitlich und räumlich verschiedenen Verlauf nimmt.

Es genügt darauf hinzuweisen, dass z. B. die Entwickelung eines Internodiums häufig einer Curve mit einem einzelnen Maximum entspricht, während sich z. B. in der Entwickelungsperiode eines Baumes in Folge der Ruhezeiten alljährlich ein Minimum einstellt (II, § 59). Dabei erreicht aber die Massenproduction erst in einem gewissen höheren Lebensalter den Maximalwerth[2]), und erst nach einer Reihe von Jahren tritt Blühen und Fruchten ein[3]). Ferner pflegen die Blätter und ebenso die Internodien[4]) an jedem Triebe von der Basis ab an Grösse zuzunehmen. Auch nimmt gewöhnlich die Länge der Zellen von der Basis der Triebe ab gerechnet, sowie in den successiven Jahresringen bis zu einem Maximum zu, um weiterhin wieder zurückzugehen[5]).

Dieses und anderes ist das Resultat eines regulatorischen und correlativen Waltens (II, Kap. VII), durch das auch schon der Ort und die Grösse der embryonalen Anlagen bestimmt wird. Dass aber die Grösse einer Anlage zwar auch, jedoch nur in gewissen Grenzen, maassgebend ist, ergiebt sich u. a. daraus, dass eine Anlage, die normal ein Niederblatt liefert, in Folge von correlativen Reizen zu einem Laubblatt werden kann (II, § 45). Desshalb ist es aber doch möglich, dass, wie es nach Harting[6]) und Moll zutrifft, die geringere Länge der basalen Internodien an einem Zweige wesentlich durch die Verwendung einer geringeren Menge von embryonalen Zellen erzielt wird. Doch lehrt z. B. ein Vergleich der Nodien und Internodien von Nitella, sowie von höheren Pflanzen, dass in consecutiven Gliedern auch das Streckungswachsthum in einem ungleichen Maasse thätig sein kann.

---

1) Diese Verhältnisse wurden richtig erkannt von Harting (Linnaea 1847, Bd. 19, p. 447, 557; Waarnemingen over d. groei van den plantenstengel 1867. Vgl. darüber Sachs, Arbeit. d. Würzburger Instituts 1874, Bd. I, p. 190 u. Wiesner, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1883, Bd. 88, Abth. 1, p. 464) und von Sachs (1874 l. c., Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 344) näher studirt. Sachs (Lehrbuch 1873, III. Aufl., p. 731) wandte die Bezeichnung »grosse Periode« an.

2) Vgl. R. Hartig, Lehrbuch d. Anat. u. Physiol. 1891, p. 259, 267.

3) Vöchting, Organbildung im Pflanzenreich 1884, II. Th., p. 127; Möbius, Lehre von d. Fortpflanzung d. Gewächse 1897, p. 88.

4) Die sog. Längenperiode der Internodien war schon Hales (Statik d. Gewächse 1784, p. 184) bekannt und wurde von Moll (De invloed van Celldeeling en Cellstrecking op den Groei 1876) näher verfolgt. Vgl. auch Wiesner, l. c. p. 467; L. Montemartini, Ricerche intorno all' accrescimento delle piante 1897, p. 6 (Sep. aus Atti d'istituto botanico di Pavia); Büsgen, Bau u. Leben d. Waldbäume 1897, p. 6. — Die Grössenperiode der Blätter ist seit Göthe bekannt.

5) Sanio, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 7, p. 402; R. Hartig, l. c. p. 286; Büsgen, Bau u. Leben d. Waldbäume 1897, p. 110, 116.

6) Harting, Moll, Wiesner, Montemartini in den citirten Arbeiten. Vgl. auch Askenasy (Neue Methode, um die Vertheilung d. Wachsthumsintensität zu bestimmen 1878, p. 30) für Segmentzellen von Algen.

§ 3. Fortsetzung.

Ist es auch nicht unsere Aufgabe, auf die so überaus mannigfache Gestaltung des formativen Wachsens einzugehen, so dürfte es doch vortheilhaft sein, zur Illustration der allgemeinen Behandlung des Themas (II, § 2) einige einfachere Fälle kurz zu beleuchten.

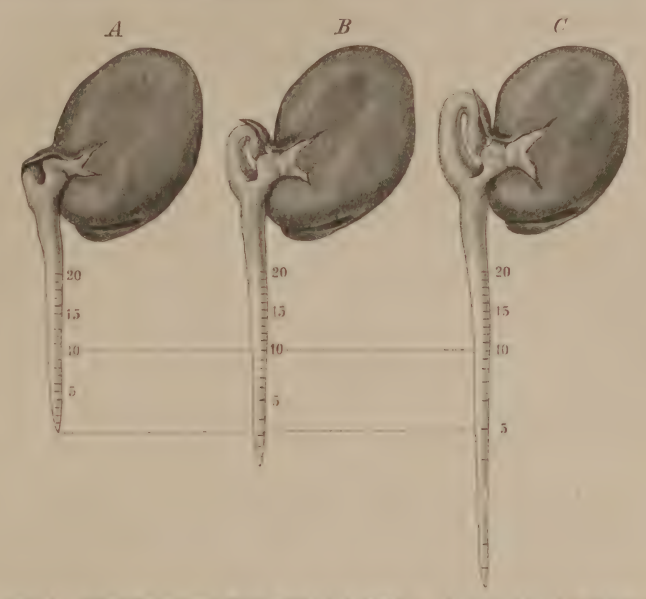


Fig. 1. Keimpflanze von Vicia faba, nat. Grösse. *A* nach dem Auftragen der Tuschstriche in einem Abstand von je 1 mm; *B* nach 6stündigem, *C* nach 24-stündigem Wachsen bei 23° C. Cultur in Sägespähnen hinter Glasscheibe. *B* hat in der angegebenen Zeit einen Gesammtzuwachs von 4,6 mm; *C* einen solchen von 20 mm gewonnen.

Zunächst wenden wir uns zu dem vielfach studirten Längenwachsthum der Wurzel[1]). Da dieses continuirlich in derselben Weise fortschreitet, so überblickt man an einer Wurzelspitze alle die Phasen (Wachsthumsschnelligkeit, Gewebedifferencirung), die ein von dem apicalen Urmeristem geschaffenes Zuwachselement (Zellenplatte) zu durchlaufen hat. Aus dem Auseinanderrücken der zu Beginn (Fig. 1 *A*) aequidistanten Tuschmarken nach 6 Stunden (Fig. 1 *B* und Fig. 2, Curve *B*) geht also hervor, dass in der Entwickelungsperiode eines solchen Zuwachselementes das Wachsthum so lange beschleunigt wird, bis jenes durch den Nachschub und sein eigenes Wachsen 4—5 mm von der Wurzelspitze entfernt liegt. Von diesem Maximum nimmt dann die Wachsthumsschnelligkeit continuirlich ab, so dass der ausgewachsene Zustand erreicht wird, wenn die fragliche Zone 10 mm von der Spitze fortgerückt ist.

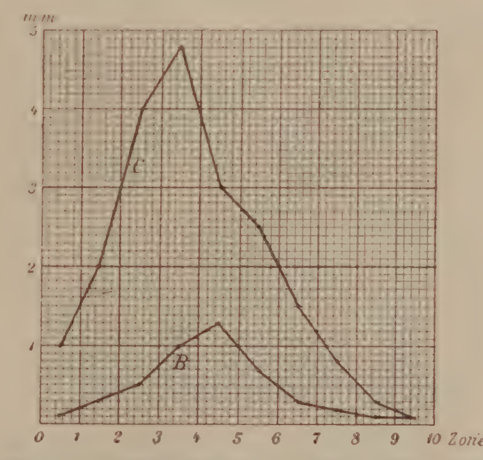


Fig. 2. Graphische Darstellung der durch die Fig. 1 *B* und *C* dargestellten Partialgewächse in den Zonen *0—10*. *B* bezieht sich auf die 6stündige, *C* auf die 24stündige Wachsthumsthätigkeit.

1) Sachs, Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1873, p. 414, 590. — Der Hauptsache nach wurde der Verlauf des Wachsens bereits festgestellt durch Ohlert, Linnaea 1837, Bd. 11, p. 615; Wigand, Botan. Unters. 1854, p. 159; Hofmeister, Jahrb. f.

Aus diesem Verhalten, sowie aus Fig. 1 *C* (vgl. Fig. 2, Curve *C*), welche zeigt, dass sich in 24 Stunden die apicale Zone von 1 mm nur verdoppelte, der Gesammtzuwachs aber 20 mm betrug, ergiebt sich ohne weiteres, dass die Verlängerung der Wurzel vorwiegend durch das Streckungswachsthum der embryonalen Zuwachselemente erzielt wird. Uebrigens ist es selbstverständlich, dass mit Hilfe dieser Markirungen die Wachsthumsvertheilung und die Lage des Maximums nur in den Hauptzügen und nur dann einigermaassen correct ermittelt wird, wenn nach mässigem Zuwachs, also nach mässiger Verschiebung der ursprünglichen Marken gemessen wird. (Vgl. Fig. 1 *B* und *C*, sowie die graphische Darstellung in Fig. 2.)

Dieser Modus der Wachsthumsbewegung ist bei allen Wurzeln üblich, auch bei den Luftwurzeln, deren Wachsthumszone aber nicht selten eine Länge von 30 mm und sogar bis zu 100 mm erreicht[1]). Bei den Erd- und Wasserwurzeln ist dagegen die wachsende Zone meist nicht über 10 mm, bei manchen kleinen Wurzeln nur 2—3 mm lang. Diese und andere kleine Objecte mit noch kürzerer Wachsthumszone vermitteln den Uebergang zu den schon (II, p. 6) erwähnten Pilzen etc., bei denen nur der äusserste Spitzentheil der Endzelle, also öfters eine Zone von weniger als 0,01 mm wächst, bei denen demgemäss embryonales und Streckungswachsthum nicht mehr unterschieden werden können.

Fig. 3.

Bei sehr kleinen Objecten ist man darauf angewiesen, zufällig oder nach dem Bestäuben mit Stärke, Mennige[2]) etc. anhaftende Partikel als Marken zu benutzen. Auch lassen sich localisirte Verdickungen (Zäpfchen in Rhizoiden, Ringe, Spiralen etc.), Tüpfel und andere natürliche Marken nutzbar machen[3]). Ebenso kann man bei grossen Pflanzen aus der Länge der Internodien in dem wachsenden Sprosstheil, oder in einem Algenfaden aus der Länge der Glieder auf die Wachsthumsvertheilung und die Länge der wachsenden Region schliessen. Denn wenn z. B. in Fig. 3, 3 = 4 (ausgewachsen), 2 = 3 geworden und inzwischen ein neues Segment 2 aufgetreten, der ganze Faden aber wieder auf den Ausganspunct zurückgekehrt ist, so lassen sich die Partialzuwachse und der Totalzuwachs in dem verflossenen Entwickelungs- und Zeitabschnitt berechnen. Allerdings gestattet diese Methode, über die Näheres bei Askenasy[4]) zu finden ist, keine grosse Genauigkeit, da nicht alle Segmente und Internodien dieselbe endliche Länge erreichen.

---

wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 96; Frank, Beiträge z. Pflanzenphysiol. 1868, p. 34; N. J. C. Müller, Bot. Ztg. 1869, p. 387; 1871, p. 727; Cisielski, Cohn's Beiträge z. Biologie 1871, Bd. I, 2, p. 3. — Vgl. auch Wettstein, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1884, Bd. 89, Abth. I, p. 59. — Ueber das Dickenwachsthum siehe II, § 4.

1) Sachs, Arbeit. d. Botan. Instituts zu Würzburg 1874, Bd. I, p. 593; Went, Annal. d. jard. bot. d. Buitenzorg 1895, Bd. 12, p. 20. — Bei den langsam wachsenden Luftwurzeln, die als Haftwurzeln functioniren, ist nach Went die Länge der Wachsthumszone nicht ansehnlicher, als bei Erdwurzeln.

2) Haberlandt, Function u. Lage d. Zellkerns 1887, p. 55; Reinhardt, Jahrb. f. wiss. Bot. 1893, Bd. 23, p. 552; Pfeffer, Unt. a. d. Bot. Inst. zu Tübingen 1886, Bd. 2, p. 277 Anmerk.

3) Bspl. dafür: Nägeli, Pflanzenphysiol. Unters. 1855, Bd. 1, p. 60; Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 545; Noll, Unters. über das Wachsthum d. Zellmembran 1887, p. 129; A. Nathansohn, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 671 etc.

4) Askenasy, Neue Methode, um die Vertheilung d. Wachsthumsintensität zu bestimmen, in Verhandl. d. naturh.-med. Vereins z. Heidelberg 1878, Bd. 2, p. 1 ff.

In dem Stengel ist eine ungleiche Verwendung der vom Vegetationspunct erzeugten Zuwachselemente nothwendig, um die Differencirung in Nodien und Internodien zu schaffen, von denen bekanntlich nur die letzteren bei der Entfaltung der Knospen ein ansehnliches Streckungswachsthum ausführen. Analoges findet bei Nitella statt, bei welcher die von der Scheitelzelle abgeschnittenen Segmente abwechselnd zu einem Nodium und Internodium werden.

Nicht selten hat aber wiederum die Wachsthumsthätigkeit einen ungleichen Verlauf in den verschiedenen Zonen eines Internodiums. Das tritt besonders auffällig hervor, wenn sich intercalare Vegetationszonen ausbilden. Diese, die z. B. an der Basis der Stengelinternodien von Gramineen, Polygoneen, Equisetaceen, Cannaceen etc. auftreten, sind zwar nur begrenzt thätig, bringen aber doch die Einschaltung von ansehnlichen Stengelstücken zu Stande, die bei Polygonum orientale, Canna indica bis zu 80 mm Länge erreichen, bei Molinia caerulea aber beträchtlich länger werden[1]. Noch mannigfaltiger gestalten sich die Verhältnisse bei Blättern, von denen manche ebenfalls längere Zeit mit basalen intercalaren Vegetationszonen arbeiten (z. B. Allium, Tulipa, Welwitschia). Ausserdem lehrt der Entwickelungsgang der so mannigfaltig gestalteten einfachen und getheilten Blätter ohne weiteres, dass das Wachsthum sehr verschieden gelenkt wird und dass oft gleichzeitig oder nacheinander verschiedene Wachsthumsmaxima in der Lamina oder auch im Blattstiel thätig sind[2].

Ebenso sind für Haare, Algen, Pilze verwickelte Wachsthumsverhältnisse mit apicalen und intercalaren Vegetationspuncten sowie durch Streckungsthätigkeit bekannt[3]. Ein ausgezeichnetes Beispiel für localisirtes Wachsen ist Oedogonium[4], in dessen Gliedzellen durch die Dehnung eines zuvor angelegten Zellstoffringes ein cylindrisches Wandstück eingeschaltet, also ein plötzliches Längenwachsthum ausgeführt wird. Ferner lehren z. B. die sich absonderlich

1) Grisebach, Archiv f. Naturgesch. v. Erichson 1843, IX, Bd. 1, p. 275, u. 1844, X, Bd. 1, p. 134. — Weitere Lit. bei Harting, Linnaea 1847, Bd. 19, p. 479; Münter, Linnaea 1841, Bd. 15, p. 209, u. Bot. Ztg. 1843, p. 69; Sachs, Arbeit. d. Würzb. Instit. 1872, Bd. I, p. 127, u. Flora 1873, p. 323; Strehl, Unters. über Längenwachsthum d. Wurzel u. d. hypocotyl. Gliedes 1874; Bennet, Botan. Jahresb. 1876, p. 743; Askenasy, 1878, l. c.; Rützow, Bot. Centralbl. 1882, Bd. 9, p. 82; Wiesner, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1883, Bd. 98, Abth. I, p. 454; Schwendener und Krabbe, Jahrb. f. wiss. Bot. 1893, Bd. 25, p. 340; Rothert, Cohn's Beitr. z. Biologie 1896, Bd. 7, p. 77. — Zusammenfassungen bei Hofmeister, Allgem. Morphol. 1868, p. 417, 528. Vgl. auch Goebel, Vergl. Entwickelungsgesch. der Pflanzenorgane 1883.

2) Hofmeister, l. c. p. 519; Goebel, l. c. p. 212; Stebler, Jahrb. f. wiss. Bot. 1878, Bd. 11, p. 47; Sonntag, ebenda 1887, Bd. 18, p. 246; Uhlitzsch, Unters. über das Wachsthum der Blattstiele 1887, u. Neue Beitr. z. Wachsthum der Blattstiele 1887; Rothert, l. c. p. 28; Meissner, Bot. Ztg. 1897, p. 203 (Coniferennadeln); Goebel, Organographie 1900, p. 503; W. Arnoldi, Flora 1900, p. 440. — Ueber Blumenblätter siehe z. B. Pfitzer, Verhandl. d. naturh.-med. Vereins zu Heidelberg 1882, N. F., Bd. 2, Heft 2; Janse, Bot. Centralbl. 1888, Bd. 34, p. 325. — Ueber Ranken u. s. w. vgl. Kap. XII.

3) Beispiele finden sich in der § 2 citirten allgemeinen und Special-Literatur. In Bezug auf das Streckungswachsthum in den Segmenten vgl. u. a. die in § 2 citirten Arbeiten von Nägeli, Askenasy, Berthold. — Ueber Cladophora siehe Klebs, Unters. a. d. bot. Institut z. Tübingen 1888, II, p. 536; F. Brand, Bot. Centralbl. 1899, Bd. 79, p. 145; M. Nordhausen, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 367. — Ueber Haare W. Hirsch, in Fünfstück's Beit. z. wiss. Bot. 1900, Bd. 4, p. 1.

4) Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 102; Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 546; Berthold, Protoplasmamechanik 1886, p. 275.

gestaltenden einzelligen Organismen (Desmidiaceen etc.), dass an der einzelnen Zelle, auch dann wenn sie dauernd den embryonalen Character bewahrt, eine localisirt verschiedenartige Wachsthumsthätigkeit entwickelt werden kann[1]).

Den entwickelungsgeschichtlichen Erfahrungen ist ohne weiteres zu entnehmen, dass die grosse Periode in den differenten Organen derselben Pflanze einen verschiedenen Verlauf nimmt, dass sie bei den einen Organen schnell, bei den anderen langsam abläuft, dass sie in dem einen Falle durch eine steil, in dem anderen durch eine langsam steigende Curve mit oder ohne secundäre Maxima und Minima repräsentirt wird. Ich erinnere nur daran, dass z. B. da, wo Nebenblätter als Knospenhüllen functioniren, die bezüglichen Theile des Blattes in der Entwickelung weit vorauseilen, dass in anderen Fällen in einer Zeit langsamen Wachsens eine später einsetzende schnelle Entwickelungsthätigkeit vorbereitet wird. So erreicht z. B. der Stiel des Sporogoniums von Pellia epiphylla in einigen Monaten nur die Länge von 1—2 mm, um dann durch das Streckungswachsthum in 3—4 Tagen bis zu 80 mm verlängert zu werden[2]).

Ferner tritt nach der Bildung der Winterknospen eine fast völlige Ruhe ein (II, § 59), und in den nicht zur Fortbildung bestimmten Knospen kommt es

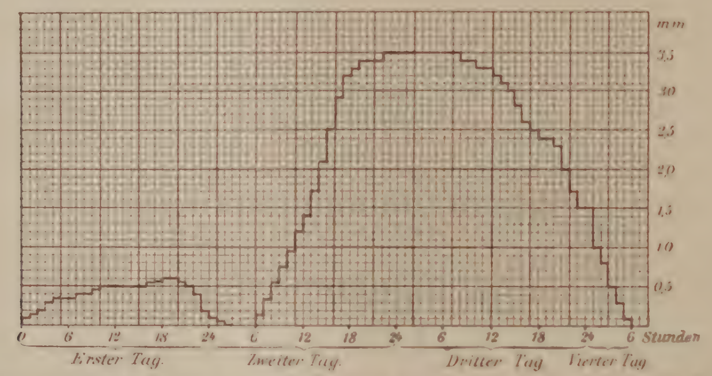


Fig. 4. Wachsthumscurve der grossen Periode des Sporangiumträgers von Phycomyces nitens für eine Entwickelung unter constanten und günstigen Verhältnissen. Die Ordinaten geben den stündlichen Zuwachs in Millimetern an.

normalerweise nicht zu einem Wiedererwachen. Ein schönes Beispiel einer correlativen Hemmung bietet u. a. auch die grosse Periode des Sporangiumträgers von Phycomyces nitens, deren Verlauf nach den Studien von Errera[3]) in Fig. 4 graphisch dargestellt ist. Wie man sieht, wird nach dem Hervortreten aus dem Substrate das Längenwachsthum zunächst beschleunigt, nimmt dann ab und kommt nach 27 Stunden für einige Stunden, d. h. in der Zeit zum Stillstand, in welcher die Thätigkeit auf die Herstellung des Sporangiums concentrirt ist. Nachdem dieses geschaffen ist, beginnt ein sehr schnelles apicales

1) Ueber die ungleiche Wachsthumsthätigkeit in den Zellen von Spirogyra siehe Hofmeister, Jahreshefte d. Vereins f. vaterl. Naturkunde in Württemberg 1874. Bd. 30. p. 219.

2) Askenasy, Bot. Ztg. 1874, p. 237. — Ueber die Staubfäden der Gramineen vgl. II, § 5.

3) Errera, Bot. Ztg. 1884, p. 501 u. Tafel 8.

Wachsthum, das den Sporangiumträger durch ein Maximum der Zuwachsbewegung dem Ende seiner Entwickelungsperiode entgegenführt. Aehnlich verhalten sich Mucor mucedo und viele andere Mucorineen, während Pilobolus crystallinus mit der Production des Sporangiums das Wachsthum einstellt. In diesem Falle beschränkt sich also die grosse Periode auf den ersten Abschnitt der in Fig. 4 dargestellten Curve. Da aber ohne Lichtwirkung das Sporangium von Pilobolus nicht entsteht, ohne dessen Bildung aber das Spitzenwachsthum des sterilen Sporangiumträgers lange anhält, so werden im Dunkeln sehr lange sterile Sporangiumträger erzeugt[1]).

Aus dem Mitgetheilten ergiebt sich zur Genüge, dass die Grösse und Gestaltung der wachsenden Region, sowie innerhalb dieser das Verhältniss von embryonaler und Streckungs-Thätigkeit grosse Verschiedenheiten darbieten, auch an solchen Objecten, die ununterbrochen fortwachsen. Abgesehen von den Pflanzen, deren Kleinheit der absoluten Grösse der Wachsthumsregion enge Schranken zieht, ist schon der verschiedenen Länge dieser Region bei Wurzeln gedacht. Ferner erkennt man unmittelbar an Sprossen, dass die wachsende Region bei der einen Pflanze etwa 4 oder 5 cm lang ist, bei anderen, besonders bei Schlingpflanzen aber 10 oder 50 cm erreicht. Wiederum umschliesst diese Zone bald eine grössere, bald eine geringere Zahl von Internodien, von denen dann zumeist einige, zuweilen aber nur 2 oder 1 Internodium aus der Knospenlage hervorgetreten und in Streckung begriffen sind[2]).

Die Ausdehnung und die Gestaltung in der Wachsthumszone ist indess auch bei Erhaltung der Vegetationspuncte gewissen Schwankungen unterworfen. So geht die Streckungszone der Zweige bei Abschluss der sommerlichen Periode in Dauergewebe über und wird demgemäss bei dem Austreiben der Knospen erst allmählich wieder hergestellt. Uebrigens lässt sich ein ähnlicher Erfolg durch künstliche Hemmung des Wachsens erzielen. Insbesondere bei den Wurzeln wird in einem Gipsverband die wachsthumsfähige Strecke schliesslich auf den Vegetationspunkt reducirt[3]).

Eine gewisse Verschiebung muss immer eintreten, sobald durch innere oder äussere Ursachen das Verhältniss zwischen der Schaffensthätigkeit der Vegetationspuncte und der Streckungszone (incl. deren Uebergang in Dauergewebe) in irgend einer Weise modificirt wird. So ist es zu verstehen, dass mit der Steigerung der Wachsthumsthätigkeit die Länge der wachsenden Region nicht selten zunimmt[4]), dass diese bei etiolirten Stengeln länger zu sein pflegt[5]),

---

1) Fr. Gräntz, Ueber d. Einfluss d. Lichtes auf d. Entwickelung einiger Pilze 1898, p. 10. Vgl. diesen Band § 24.

2) Näheres bei Askenasy, Neue Methode, um die Vertheilung der Wachsthumsintensität zu bestimmen 1878, p. 74 (Sep. a. d. Verhandlg. d. Naturh.-med. Vereins zu Heidelberg, N. F. II, Bd. 2). Ueber Rhizome vgl. Stahl, Bericht d. bot. Ges. 1884, p. 384. Ausserdem enthält die morphol. Lit. Angaben. An diesen Stellen und in der in diesem Paragraph citirten Lit. sind auch Thatsachen über Algen, Pilze etc. zu finden.

3) Pfeffer, Druck u. Arbeitsleistung 1893, p. 352, 381.

4) Lit. Hofmeister, Allgem. Morphol. 1868, p. 421; Sachs, Flora 1873, p. 322; Askenasy, l. c. p. 74; Wettstein, Sitzungsber. der Wiener Akad. 1884, Bd. 89, p. 92; Rothert, Cohn's Beiträge z. Biologie 1896, Bd. 7, p. 125; Montemartini, Ricerche intorno all' accrescimento d. piante 1897, p. 9 (Sep. a. Atti d'istitut. bot. d. Pavia). — Vgl. auch Errera, Bot. Ztg. 1884, p. 536.

5) Siehe z. B. Strehl, Unters. ü. d. Längenwachsthum d. Wurzeln 1874, p. 15, 21.

dass auch Wassermangel, Temperatur und andere Aussenbedingungen eine gewisse Verschiebung herbeiführen können [1]).

Jedenfalls muss eine wachsthumsfähige und wachsthumsthätige Zone immer so beschaffen und untergebracht sein, dass sie ihre Aufgaben zu erfüllen vermag, also auch gegen Unbilden genügend geschützt ist. Da aber das zarte Urmeristem leicht austrocknet und mechanischen Eingriffen geringeren Widerstand entgegensetzt, so ist es wichtig, dass das embryonale Gewebe in der Knospe durch die umhüllenden Blätter, in dem Cambiumring durch die Rinde gedeckt wird. Auch wird bei der Wurzel durch die Haube erreicht, dass der Vegetationspunct, während er durch den Boden getrieben wird, einigermaassen gegen die Reibung an den Bodentheilchen geschützt ist (II, Kap. XIII). Bei ansehnlichen Vegetationspuncten wird in der That nur selten (haubenlose Wurzeln) eine schützende Umhüllung vermisst, die den Haaren, Pilzfäden etc. fehlt. Offenbar erleichtert der geringe Durchmesser (ebenso wie bei den Asomatophyten) die Herstellung von Vegetationspuncten, die den Unbilden gewachsen sind, welche das Leben im Boden, im Wasser oder in der Luft mit sich bringt.

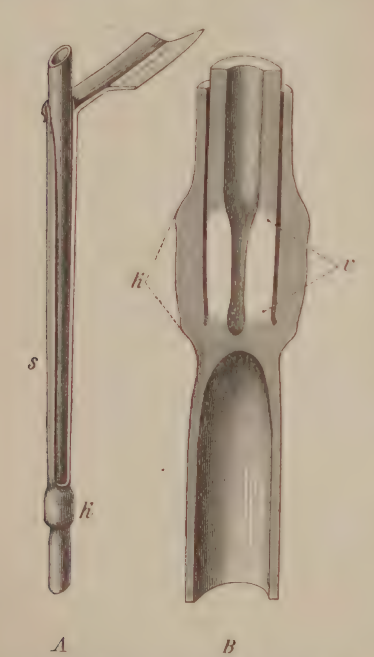


Fig. 5. Halmstück von Secale cereale. *A*. Ein Theil der Blattscheide *s* ist bis an den Knoten *k* entfernt worden (nat. Grösse). *B* Längsschnitt durch den Knoten *k* (vergr. 4/1). *v* Die wachsende intercalare Zone an der Basis des Internodiums.

Die intercalaren Vegetationszonen müssen ausserdem genügend gefestigt sein, um die oft ansehnliche Last der Blätter, Stengel etc. tragen zu können. Diese Festigung wird vielfach durch umhüllende Scheiden hergestellt, die zugleich gegen Eingriffe der Aussenwelt schützen. Das Umsinken des von den Scheiden befreiten jungen Stengels der Gramineen (Fig. 5), Cannaceen u. s. w. lehrt, dass die intercalare Vegetationszone für sich nicht im Stande ist, der mechanischen Inanspruchnahme des bezüglichen Stengels oder Blatttheiles zu genügen (II, § 15).

Befindet sich aber, wie bei den Blättern von Canna, Tulipa, bei dem Halme der Gräser oberhalb der intercalaren Zone eine grosse transpirirende Fläche, so muss jene Zone auch die ansehnliche Wasserbewegung, ebenso den Austausch der Assimilate und der Nährstoffe vermitteln. Offenbar ist es in dieser Hinsicht von wesentlicher Bedeutung, dass eine verhältnissmässig kurze Wegstrecke in demjenigen Gewebe zu durchlaufen ist, das in der Jugend wesentlich aus embryonalen Zellen besteht, in dem aber einzelne Ring- und Spiraltracheiden differencirt sind. Uebrigens sind diese

---

1) Vgl. z. B. Askenasy, Ber. bot. Gesellschaft 1890, p. 82; A. Popovici, Bot. Centralbl. 1900, Bd. 81, p. 33.

Verhältnisse mit Berücksichtigung der angedeuteten Fragen und Functionen noch nicht näher studirt worden[1]).

§ 4. Dickenwachsthum und Verkürzung durch Wachsthum.

Da unsere allgemeinen Erörterungen für jede Wachsthumsrichtung gelten, so ist es nicht nöthig, das allseitige und zweiseitige, das begrenzte und unbegrenzte Dickenwachsthum speciell zu beleuchten. Uebrigens ergiebt sich auch für diese Wachsthumsvorgänge der Verlauf der grossen Periode aus den entwickelungsgeschichtlichen Erfahrungen[2]), denen z. B. zu entnehmen ist, dass in der sommerlichen Thätigkeit unserer Holzpflanzen die grosse Periode des Xylems früher beginnt, aber auch früher endet, als die des Phloems[3]). Dass bei dieser Thätigkeit das Cambium nach zwei Seiten arbeitet und durch das Streckungswachsthum der Zuwachselemente des Xylems fortgestossen wird, ist in principieller Hinsicht nichts aussergewöhnliches. Denn Analoges geschieht in vielen intercalaren Vegetationszonen, so z. B. auch in dem Vegetationspunct der Wurzel, der gleichzeitig für die Fortbildung des Wurzelkörpers und der Wurzelhaube zu sorgen hat.

Wie die ganze Wachsthumsthätigkeit, so wird auch das Zusammenwirken von Längen- und Dickenwachsthum in specifischer Weise regulatorisch (correlativ) gelenkt (vgl. II, Kap. VII) und es ist bekannt, dass in vielen Fällen beide gleichzeitig thätig sind, während z. B. bei Stengeln und Wurzeln ein lebhaftes Dickenwachsthum erst nach der Vollendung des Längenwachsthums beginnt. In gewissen Fällen tritt nach dem Beginn des Längenwachsthums eine gewisse Abnahme des Querdurchmessers ein, und umgekehrt ist mit der Aufnahme des Dickenwachsthums zuweilen eine Verkürzung des Organes verknüpft. Letzteres geschieht in sehr auffälliger Weise bei vielen Wurzeln, die in denjenigen Partien, welche ihr Längenwachsthum vollendet haben, zum Theil eine sehr erhebliche Verkürzung ausführen, während sie an Dicke zunehmen. Die Verkürzung, welche im Laufe von 2—3 Wochen oder in längerer Zeit erreicht wird, beträgt z. B. an der Keimwurzel der Rübe bis zu 10, an der des Klees bis zu 25 Proc.[4]) An den Wurzeln von Arum maculatum, Agave americana

---

1) Vgl. A. Nathansohn, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 671.

2) Vgl. z. B. de Bary, Anatomie 1877; Haberlandt, Physiol. Anatomie 1896, II. Aufl., p. 490. Ferner M. Nordhausen, Beit. z. wiss. Bot. v. Fünfstück 1898, II, p. 356; Fr. Schwarz, Physiol. Unters. ü. Dickenwachsthum v. Pinus sylvestris 1899 u. die an diesen Stellen cit. Lit. — Ueber die grosse Periode bei Holzpflanzen siehe ferner: Th. Hartig, Lehrb. d. Anatom. u. Physiol. 1891, p. 264; Jost, Ber. d. bot. Ges. 1892, p. 587; Christison, Bot. Jahresb. 1894, I, p. 223; Reuss, Bot. Centrbl. 1893, Bd. 55, p. 348; Fr. Schwarz, l. c. Ueber die grosse Periode des Dickenwachsthums bei anderen Pflanzen siehe z. B. Montemartini, Ricerche intorno all' accrescimento delle piante 1897, p. 15 (Sep. a. Atti d'istit. bot. d. Pavia Bd. 5); C. Macmillan, Americ. Naturalist 1891, p. 465 (Kartoffel); F. Darwin, Annal. of Botan. 1893, Bd. 28, p. 459 (Kürbis). — Ueber die Ursachen der Jahresperiode u. d. Periodicität siehe dieses Buch II, § 59—61.

3) Strasburger, Bau u. Verrichtung d. Leitbahnen 1891, p. 482, 500; C. Hilscher, Bot. Centrbl. 1883, Bd. 15, p. 303.

4) de Vries, Landwirth. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 37; 1879, Bd. 8, p. 474; 1877, Bd. 6, p. 928.

wurden sogar Verkürzungen bis zu 50 Proc., an den Wurzeln von Oxalis elegans bis zu 70 Proc. beobachtet[1]. Eine geringe Verkürzung wurde von Rimbach[2]) auch an dem Hypocotyl einiger Keimpflanzen (Taraxacum, Atropa belladonna etc.), eine ansehnliche Verkürzung von Berthold[3]) an den Rhizoiden von Antithamnion cruciatum gefunden. An diesen apical wachsenden Zellenfaden geht nämlich weiterhin die Länge der tonnenförmig anschwellenden Gliedzellen um 30 bis 50 Proc. zurück.

In diesen Verkürzungen steht also ein Mittel zur Verfügung, durch das Pflanzen nach genügender Verankerung der jugendlichen Wurzeltheile tiefer in den Boden eingezogen werden. Thatsächlich lässt sich an den obengenannten und anderen Keimpflanzen ein solches Einziehen beobachten, durch das zuweilen sogar eine völlige Versenkung in den Boden bewirkt wird. Durch die sich jährlich wiederholenden Wurzelcontractionen wird auch erzielt, dass verticale Rhizome, Zwiebeln, Knollen, trotz ihres Aufstrebens, im Boden verbleiben. Damit aber eine constante Tiefenlage erreicht und erhalten wird, bedarf es bei diesen, wie bei anderen auf das gleiche Ziel berechneten Operationen (vgl. II, Kap. XIII) einer regulatorischen Lenkung der Actionsmittel. Dem wird in unserem Falle damit genügt, dass unter den in den tieferen Bodenschichten herrschenden Bedingungen die Zugwurzeln nicht mehr entstehen, oder dass sie eine horizontale Wachsthumsrichtung einschlagen. Uebrigens erscheinen bei manchen Pflanzen normalerweise neben den typischen Contractionswurzeln solche, die keine erhebliche Contraction ausführen, und gewisse Pflanzen sind nur zur Production von Wurzeln der zuletzt genannten Art befähigt[4]).

An den Segmenten der Rhizoiden von Antithamnion ist direct zu sehen, dass die Verkürzung durch eine active Formänderung lebensthätiger Zellen bewirkt wird. Dasselbe ist auch in den Contractionswurzeln der Fall, in welchen die activen Zellen (das innere Rindenparenchym und nach de Vries bei fleischigen Dicotylenwurzeln auch das innerhalb des Holzkörpers liegende Parenchym) sich in radialer Richtung vergrössern, während sie sich in longitudinaler Richtung verkürzen. Dieses Bestreben kann in dem Gewebeverband nur soweit ausgeführt werden, als es die Gefässbündel und die Epidermis erlauben, die nunmehr in Druckspannung gerathen, während sie zuvor durch das energische Längenwachsthum der genannten activen Gewebe in Zugspannung versetzt worden waren (II, Kap. V). Diese Veränderungen der Gewebespannungen ergeben sich nicht nur aus den Dimensionsänderungen bei dem Isoliren der Gewebesysteme, sondern geben sich öfters schon in der intacten Wurzel dadurch kund, dass an der Oberfläche wellige Faltungen entstehen und dass die Gefässbündel wellig verbogen

---

1) Rimbach, Beiträge z. wiss. Bot., herausg. v. Fünfstück 1897, Bd. II, p. 1. In dieser Zusammenfassung sind auch die früheren Publicationen von Rimbach citirt, die sich in den Bericht. d. botan. Gesellsch. 1893—1897 finden. Vgl. ferner ibid. 1899, p. 20. Das Einziehen von Keimpflanzen in den Boden wurde schon von Tittmann (Flora 1819, Bd. 2, p. 653) beobachtet. Die übrige Lit. ist bei de Vries u. Rimbach zu finden.

2) Vgl. auch Jost, Bot. Ztg. 1890, p. 435.

3) Berthold, Jahrb. f. wiss. Bot. 1882, Bd. 13, p. 607.

4) Näheres bei Rimbach, l. c. p. 15. — An den Luftwurzeln von Aroideen beobachtete Went (Annal. d. jardin botan. d. Buitenzorg 1895, Bd. 12, p. 19) keine Verkürzung.

werden. Da diese Compression sich bis zu einem gewissen Grade ausgleicht, wenn der Turgor der zartwandigen activen Zellen aufgehoben wird, so tritt bei Plasmolyse eine Verlängerung der verkürzten Wurzel ein. Aus diesen und anderen Erfahrungen folgt also, dass die Verkürzung durch eine Wachsthumsthätigkeit in den activen Geweben, also nicht etwa durch eine Turgorsenkung in diesen bewirkt wird, dass sie sich ferner unabhängig von dem secundären Dickenwachsthum einstellt oder doch einstellen kann. Wie und wodurch in den activen Zellen das Gestaltungs- und Wachsthumsstreben modificirt wird, ob ferner damit im Zusammenhange in der wachsthumsthätigen Wandung die Dehnbarkeit zunimmt u. s. w., ist freilich noch nicht aufgeklärt.

§ 5. Wachsthumsschnelligkeit und Wachsthumsoscillationen.

Durch die besten Ernährungs- und Culturbedingungen können die Wachsthums- und die Productionsthätigkeit immer nur bis zu einem gewissen, specifisch verschiedenen Maasse gesteigert werden, das in der Natur auf die Dauer wohl niemals vollständig, sehr oft aber nicht entfernt erreicht wird. Immerhin aber ist die verschiedene Wachsthumsbefähigung in unzweifelhafter Weise schon im Freien zu erkennen. Während z. B. im Laufe eines Sommers der Spross von Humulus, Cucurbita etc. bis 12 m lang wird, erreicht der Keimstengel von Quercus, Abies vielleicht 12 cm, und manche Flechten verlängern sich selbst unter günstigen Bedingungen im Laufe eines Jahres nur um 2—5 mm[1]. Andererseits wurde beobachtet, dass Sprosse von Bambusa in 24 Stunden um $^1/_2$—$^3/_4$ m an Länge zunahmen[2], und dass Bambusa gigantea in 31 Tagen die Höhe von 8,75 m erreichte[3]. Ist nun auch eine solche Zuwachsbewegung für einheimische höhere Pflanzen bis dahin nicht bekannt, so kommt doch keineswegs allen tropischen Pflanzen eine höhere Wachsthumsbefähigung zu. Indess kann allerdings in einem feuchten Tropenklima, in welchem eine winterliche Ruhezeit nicht eintritt, mit derselben Befähigung eine viel höhere Leistung erzielt werden.

Uebrigens erreicht die Wachsthumsbefähigung der höheren Pflanzen nicht entfernt die Befähigung gewisser Schimmelpilze und Bacterien, die ebenso in kalten Zonen vorkommen. Sofern dauernd für Zufuhr von Nahrung und für Beseitigung der hemmenden Stoffwechselproducte gesorgt ist (I, § 92), wird besonders durch Bacterien eine eminente Leistung desshalb erzielt, weil eine jede Zelle embryonal bleibt. Dieserhalb nimmt also die wachsende Masse sehr schnell zu, während dieselbe bei den Somatophyten dauernd auf die Zuwachszone beschränkt wird, also nur begrenzt, unter Umständen auch gar nicht zunimmt.

---

1) Krabbe, Cladoniaceen 1891, p. 131. Vgl. ferner Vallot, Revue général. d. Botan. 1896, Bd. 8, p. 201. C. F. W. Meyer, Nebenstunden meiner Beschäftigung im Gebiete d. Pflanzenkunde 1825, p. 39; G. Bitter, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 126. Bspl. für schneller wachsende Arten von Flechten bei Fünfstück, Beiträge z. wiss. Bot. 1895, Bd. 1, p. 216.

2) G. Kraus, Annal. d. jard. bot. d. Buitenzorg 1895, Bd. 12, p. 199, beobachtete bei Dendrocalamus spec. bis 57 cm in 24 Std. Im Garten von Kew soll ein 24stündiger Zuwachs von 91 cm beobachtet sein. Vgl. G. Kraus, l. c. p. 198, wo auch die übrige Lit. zu finden ist. Siehe ferner Dingler, Flora 1897, Ergänzungsbd., p. 281. [K. Schibata, Journ. of the College of Science University Tokio 1900, Bd. 13, p. 456.]

3) Nach Wallich vgl. G. Kraus, l. c. p. 197.

Ein schnell wachsendes Bacterium vermag unter günstigen Verhältnissen in 20—30 Minuten (sicher auch schon in kürzerer Zeit) eine Theilung[1], somit eine Verdoppelung der Länge, des Volumens, und bei Separation der Zellen, des Individuums auszuführen. Aber wenn auch nur in jeder Stunde eine Theilung zu Stande käme, so würde, falls eine selbstregulatorische Hemmung vermieden ist, die Nachkommenschaft eines Bacteriums in 24 Stunden auf 16½ Millionen, in 2 Tagen auf 281½ Billionen, in 3 Tagen auf 4772 Trillionen Individuen gestiegen sein[2]. Nehmen wir an, es liege eine kleinere cylindrische Art vor, deren Länge 0,002, deren Durchmesser 0,001 mm beträgt, so würden 636 Millionen Individuen 1 mm^3 ausmachen. Die nach 24 Stunden entstandene Masse würde also ungefähr 0,022 mm^3, die nach 2 Tagen gebildete 442 cm^3, die nach 3 Tagen gebildete 7½ Millionen Liter betragen, also ca 7½ Millionen Kilo wiegen (factisch etwas mehr). In einigen weiteren Tagen würde dann die Bacterienmasse das Volumen unserer Erde übertreffen. Bei Aneinanderreihung der nach 24 Stunden entstandenen 16½ Millionen Individuen (à 0,002 mm) erhielte man einen Faden von 33 m Länge, der nach weiteren 24 Stunden (281½ Billionen Individuen) 563000 Kilometer messen, also ungefähr 14 mal länger sein würde, als der Umfang der Erde am Aequator.

Gegenüber diesen practisch unerreichbaren Werthen ist die Erntemasse gering, die bei uns ein Hectar im Laufe eines Jahres liefert. Denn diese beträgt (I. p. 280) bei Feldfrüchten bis 8000 Kilo Trockensubstanz (ca. 40000 Kilo Frischgewicht) und stellt sich kaum so hoch für unsere Wälder, da unsere Waldbäume in ihrem productionstüchtigsten Alter (im 40.—120. Jahre) pro 1 Hectar 2000—4000 Kilo trockene Holzmasse liefern[3], die in Bezug auf die Gesammtproduction um die abgefallenen Blattmassen etc. vermehrt werden muss. Also auch dann, wenn sich diese Production in einem günstigen Tropenklima verdoppeln oder verdreifachen sollte[4], würde diese Erntemasse immer noch gering gegenüber der in wenigen Tagen theoretisch erreichbaren Bacterienmasse sein.

Um noch ein Beispiel für die relativ ansehnliche Wachsthumsthätigkeit gewisser Pflanzen in einem günstigen Tropenklima zu geben, erwähne ich, dass nach Koorders[5] in Java die schnell wachsende Albiccia moluccana in 8 Monaten 3 m hoch wird, während bei uns in derselben Zeit Larix europaea eine Höhe von ca. 0,25 m, Pinus sylvestris von 0,12 m erlangen. Nach 9 Jahren wird in Java Albiccia 33 m hoch, während bei uns diese Höhe von den genannten Coniferen, sowie von der Buche in etwa 120—160 Jahren erreicht wird[6].

Der Gesammtzuwachs (Zuwachsgrösse, Wachsthumsgrösse) ist eine Function der Grösse der wachsthumsthätigen Region, der Zeitdauer und der Wachsthumsschnelligkeit[7]) (Wachsthumsgeschwindigkeit), d. h. der Zuwachsbewegung der

1) Buchner u. Nägeli, Sitzungsb. der Münchener Akad. 1880, p. 375; Brefeld, Unters. über Schimmelpilze 1881, Heft 4, p. 46; A. Koch, Bot. Ztg. 1888, p. 294; Flügge, Mikroorganismen 1896, III. Aufl., Bd. I, p. 420.

2) Vgl. Cohn, Die Pflanze 1882, p. 438.

3) Vgl. z. B. Frank Schwarz, Forstliche Botanik 1892, p. 160, sowie andere Bücher über Forstwirthschaft.

4) Vgl. übrigens Giltay, Bot. Ctbl. 1898, Bd. 18, p. 694.

5) S. H. Koorders, Beibl. z. Botan. Centralbl. 1895, Bd. 5, p. 318.

6) Vgl. z. B. Ebermayer, Physiol. Chem. 1882, p. 41. Siehe auch R. Hartig, Lehrb. d. Anatom. u. Physiol. 1891, p. 257 ff.

7) Sachs, Lehrbuch 1873, III. Aufl., p. 731. Der von Sachs ebenfalls benutzte Ausdruck »Wachsthumsenergie« ist nicht zu empfehlen, da man mit dieser Bezeichnung correcterweise die im und durch das Wachsthum aufgewandte und entwickelte Energie

Längeneinheit in der Zeiteinheit. Diese Wachsthumsschnelligkeit ist z. B. bei Bambusa, Humulus etc. nicht gross, weil der Gesammtzuwachs, also auch die Schnelligkeit, mit der die Spitze des Sprosses, der Wurzel etc. im Raume fortrückt, sich aus der Thätigkeit in einer längeren Wachsthumszone ergeben (II, § 2 und 3). Dagegen erreicht die Wachsthumsschnelligkeit sehr ansehnliche Werthe in manchen Pilzfäden, in welchen nur der äusserste Spitzentheil wachsthumsthätig ist. Dieser Spitzentheil, der z. B. bei Botrytis cinerea ca. 0,018 mm lang ist, kann bei diesem Pilze (und anderen Pilzen) in 1 Minute einen Zuwachs von 0,018—0,034 mm[1], also von 100—200 Proc. schaffen. Diese Thätigkeit ist also viel ansehnlicher als die eines Bacteriums, das 20 Minuten zur Verdoppelung seiner Länge gebraucht, dessen Wachsthumsschnelligkeit aber immerhin die der meisten Wurzeln, Sprosse, Blätter, Haare etc. wesentlich übertrifft. Denn in diesen Organen ist es schon eine sehr hohe Leistung, wenn in der schnellst wachsenden Zone im Laufe von 1—2 Stunden eine Verdoppelung der Länge erzielt wird (vgl. II, § 2 u. 3 u. Fig. 1 p. 9). Demgemäss bleibt bei diesen Pflanzen die Verlängerung in der Streckungszone weit hinter der Wachsthumsschnelligkeit zurück, die bei Bacterien und den genannten Pilzen durch die embryonale Thätigkeit vermittelt wird (II, p. 6). Offenbar ermöglicht gerade die geringe Grösse eines Bacteriums eine so grosse Umsatzthätigkeit, wie sie zur Vollbringung einer so hohen Wachsthumsleistung nothwendig ist (I, p. 107, 526), während bei den Pilzfäden der Scheitelpunct den Vorzug hat, in Wechselwirkung mit den somatischen Theilen zu arbeiten.

Trotz der geringen Länge der Wachsthumszone kann sich die schnell wachsende Hyphe von Botrytis cinerea in 1 Stunde um 1,08—2,04 mm verlängern. Diese Verlängerung beträgt bei dem Sporangiumträger von Phycomyces nitens in dem Fig. 4 (p. 12) dargestellten Falle im Maximum 3,6 mm, obgleich die Wachsthumsschnelligkeit der 0,2—0,5 mm langen Zuwachszone (Errera, l. c. p. 535) hinter der von Botrytis zurückbleibt. Ob die Wachsthumsschnelligkeit bei Ancylistes closterii, dessen Hyphenspitze nach Pfitzer[2] in einer Minute bis zu 0,1 mm fortrückt, einen höheren Werth erreicht, lässt sich nicht sagen, da die Länge der Wachsthumszone unbekannt ist. Diese ist jedenfalls ansehnlicher bei Coprinus stercorarius, dessen Stiel sich nach Brefeld[3] während der lebhaftesten Streckung in 1 Stunde um 13,5 mm, also in 1 Minute um 0,225 mm verlängert. Dieser Werth wird sogar 5 mm bei der ansehnlichen Dictiophora phalloidea (Phalloidee), die sich nach A. Möller[4] in 2 Stunden von 30 auf 170 mm streckt. Auch Oedogonium muss während der Ausstreckung des Zellstoffringes eine hohe Wachsthumsschnelligkeit entwickeln (vgl. II, p. 11).

---

belegen muss. Vgl. Pfeffer, Energetik 1892, p. 231. — Ebenso ist »Wachsthumsschnelligkeit« dem von Askenasy (Verhandl. d. naturhist.-med. Vereins z. Heidelberg. 1878. Bd. 2. p. 10) benutzten Worte »Wachsthumsintensität« vorzuziehen. Was Askenasy (l. c. p. 11) unter Wachsthumsschnelligkeit versteht, lasse ich hier unerörtert.

1) Reinhardt, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 23, p. 490. Vgl. die II, p. 6 citirte Literatur.

2) Pfitzer, Monatsb. der Berl. Akad. 1872, p. 384; Beobachtung ü. Bau u. Entwickelung der Orchideen 1882, p. 8 (Sep. a. Verh. d. naturh.-med. Vereins zu Heidelberg).

3) Brefeld, Unters. ü. Schimmelpilze 1877, Heft 3, p. 61.

4) A. Möller, Schimper's Mitthlg. a. d. Tropen 1895, Heft 7, p. 119.

Bei den Blüthenpflanzen arbeiten die Pollenschläuche mit apicalem Wachsthum, das in einzelnen Fällen die Schnelligkeit bei Botrytis zu erreichen scheint[1]. Das schnellste bis dahin bekannte Streckungswachsthum wird in den Staubfäden von Triticum und Secale ausgeführt, die sich nach Askenasy[2] in der activsten Zeit in 2 Minuten von 4 auf 7 mm, also in 1 Minute um 37,5 Procent verlängern. Dagegen ist in dem Fig. 2 (p. 9) dargestellten Beispiele in der schnellst wachsenden Zone der Wurzel in 6 Stunden eine Verlängerung von 1 mm auf 2,3 mm verzeichnet, was für 1 Minute eine Wachsthumsschnelligkeit von 0,36 Procent ergiebt. Wenn sich ein Spross von Bambusa in 24 Stunden um 913 mm verlängert, so ergiebt sich für 1 Minute zwar ein Fortrücken der Spitze um 0,635 mm, was aber nur einer mittleren Wachsthumsschnelligkeit von 1,27 Proc. (für 1 Minute) entspricht, wenn wir eine Gesammtlänge der Streckungszone von 50 mm annehmen (vgl. G. Kraus, l. c.). Als Beispiel eines schnellen Gesammtwachsthums seien noch die Blätter von Victoria regia erwähnt, die nach Caspary[3] in 24 Stunden 308,3 mm länger und 367 mm breiter werden.

An Bäumen und Sträuchern erreicht das Dickenwachsthum der Stamm- und Wurzelorgane keine hohen Werthe. An einer Linde wurde von Reuss[4] als höchste Tagesleistung eine Verdickung des Stammes um 0,21 mm beobachtet. Für die Kürbisfrucht fand Fr. Darwin[5] im Maximum in einer Minute eine Verdickung von 0,01 mm und eine Gewichtszunahme von 0,1 g.

Die Zuwachsbewegung zeigt aber nicht nur im Laufe der grossen Periode die schon erwähnten Hebungen und Senkungen (II, § 2 u. 3), sondern scheint auch in kurzen Intervallen ganz allgemein (in Pilzfäden, sowie in höheren Pflanzen) mehr oder minder auffälligen Oscillationen unterworfen zu sein. In der That kann man bei schnell wachsenden Pflanzen zuweilen schon im Laufe einer Minute eine Aenderung der Wachsthumsschnelligkeit beobachten (über die Methode vgl. § 6). Im allgemeinen pflegt dadurch das Wachsthum in unregelmässiger Weise (häufig in Intervallen von 2—30 Min.), theilweise allmählich, theilweise mehr stossweise, abwechselnd beschleunigt und verlangsamt, in manchen Fällen auch zeitweise zum Stillstand gebracht zu werden. Da zudem eine gewisse Nutation stattfindet (II, Kap. XII), so beschreibt die fortwachsende Spitze eine unregelmässige Raumcurve. Alles dieses gilt der Hauptsache nach ebenso für die langsam arbeitenden Pflanzen, an denen die Zuwachsbewegung nur in längeren Intervallen gemessen werden kann.

Da diese Oscillationen bei vollster Constanz der äusseren Bedingungen

---

1) Lidforss, Jhb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 33, p. 301. Vgl. ausserdem Stammeroff, Flora 1897, p. 147. Ueber das langsamere Wachsen von Haaren vgl. Reinhardt, l. c. p. 522.

2) Askenasy, Verhdlg. d. naturh.-med. Vereins in Heidelberg 1879, N. F. II, p. 246; V. Rimpau, Bot. Ctrbl. 1883, Bd. 13, p. 6.

3) Caspary, Flora 1856, p. 136; O. Drude, Nov. Act. d. Leop. Carolin. Akad. 1881, Bd. 43, p. 247. Ueber die Blätter von Musa siehe Benecke, Ber. d. bot. Ges. 1893, p. 473; W. Maxwell, Bot. Ctrbl. 1896, Bd. 67, p. 1. Ueber Blätter von Nelumbium K. Miyake, Botanic Magazine, Tokio 1891, Nr. 141. — Einige Zusammenstellungen bei Pfitzer 1882, l. c.

4) H. Reuss, cit. bei Büsgen, Bau u. Leben d. Waldbäume 1897, p. 65.

5) Fr. Darwin, Annals of Bot. 1893, Bd. 28, p. 485. Vgl. ferner G. Kraus, Sitzungsb. d. naturf. Ges. zu Halle 1880, p. 94.

auftreten, so zählen sie zu den autonomen Bewegungen (II, Kap. XII). In der That stellen sich in der selbstregulatorischen Lenkung des Getriebes in der mannigfachsten Weise rhythmische Wallungen ein, wie z. B. die Schwingungen der Cilien, die pulsirenden Vacuolen, die Umwendung der Circulationsbewegung im Protoplasma etc. lehren (vgl. II, Kap. IX). Es ist also nicht zu verwundern, dass im Zusammenhang mit diesen inneren Variationen auch die Zuwachsthätigkeit Schwankungen erfährt.

Die schon länger bekannten Wachsthumsoscillationen konnte Sachs[1] mit Recht als autonome Vorgänge ansprechen, obgleich in seinen Versuchen, sowie in den Experimenten von Reinke, Drude, Hofmeister, Pfitzer, Reinhardt u. s. w.[2]) die autonome Curve wohl niemals ungetrübt hervortrat. Denn es war in den längerdauernden Versuchen nicht für völlige Constanz der Aussenbedingungen gesorgt und nicht genügend beachtet, dass schon die Befestigung eines Fadens, sowie bei mikroskopischen Objecten die Reibung an dem Deckglas etc. Wachsthumsstörungen hervorruft (II, § 35—38). Ich kann indess hinzufügen, dass auch bei sorgfältigster Vermeidung dieser und anderer Einflüsse, die besagten Oscillationen sowohl an Pilzfäden (in Wasser und in Luft), als auch an Wurzeln und an diesen wiederum in jeder einzelnen Streckungszone hervortreten und an zwei nebeneinander befindlichen Objecten einen verschiedenen Rhythmus einhalten.

Die störenden Einflüsse, die bei höheren Pflanzen aus dem Antagonismus von Geweben, aus mechanischen Hemmungen in Blattscheiden etc. entstehen, fallen bei Pilz- und Algenfäden aus. Auch kommen bei diesen, soweit ein streng apicales Wachsthum thätig ist, die Oscillationen nicht in Betracht, die aus dem wechselnden Zusammenwirken der grossen Periode in den in Streckung befindlichen Internodien resultiren. Diese Resultanten entspringen indess ebensogut dem selbstregulatorischem Walten, wie die ansehnlichen Wachsthumsschwankungen, die in Oedogonium durch das Einreissen der Zellwand und die Ausstreckung des Zellstoffringes bewirkt werden (II, p. 11).

Als Beispiel für ein ansehnliches Auf- und Abwallen der Zuwachsbewegung theile ich einen Versuch von Hofmeister[3] mit, in welchem die beiden Endzellen eines Fadens von Spirogyra princeps mikrometrisch gemessen wurden und zwar sind die direct abgelesenen Scalentheile (à 0,0028 mm), sowie die in diesen ausgedrückten Zuwachse für 1 Minute angegeben. Wie man sieht, schreitet das Wachsthum längere Zeit langsam fort, um dann plötzlich so beschleunigt zu werden, dass eine Gliedzelle in 1 Minute bis 7 1/2 Proc. verlängert wird.

---

1) Sachs, Arbeit. d. Bot. Instituts in Würzburg 1872, Bd. I, p. 103.

2) Reinke, Unters. ü. d. Wachsthumsgeschwindigkeit 1872 (Sep. a. d. Vhdlg. d. Bot. Vereins f. Brandenburg Bd. 14); Bot. Ztg. 1876, p. 122; Drude, Nova Act. d. Leopold. Carol. Akad. 1881, Bd. 43, p. 247 (Phanerogamen); Hofmeister, Jahresheft des Vereins für Naturkunde in Württemberg 1874, Bd. 30, p. 222 (Spirogyra); Pfitzer, Monatsb. d. Berl. Akad. 1872, p. 384 (Ancylistes); Errera, Bot. Ztg. 1884, p. 497; Reinhardt, Jhb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 23, p. 479 (Pilze).

3) Hofmeister, l. c. p. 222. Aehnlich dürften die Versuche bei ganz constanten Aussenbedingungen ausfallen.

Zeit Morgens	Abgelesene Scalentheile	Zuwachs pr. 1 Minute
9 U. 28′	85.8	
- 31′	87,0	+ **0,4**
- 43′	90.0	+ 0,25
10 U. 5′	90,2	+ 0,09
- 10′	90,7	+ 0,1
- 12′	92.0	+ **0,65**
- 13′	91.8	— 0,2
11 U. —′	93.7	— 0,04
- 10′	93,8	+ 0,01
- 15′	94,4	+ 0,12
- 25′	96,0	+ **0,32**
- 30′	96,1	+ 0,02

§ 6. Die Messung der Wachsthumsbewegung.

An schnell wachsenden Pflanzen lässt sich schon der stündliche Zuwachs mit dem Maassstab ermitteln. Bei genügender Vergrösserung kann man aber auch die Zuwachsbewegung direct wahrnehmen und mit Hilfe der Projection im Hörsaal vorführen.

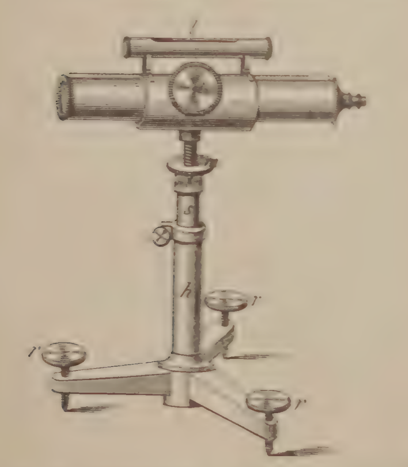


Fig. 6. Die grobe Einstellung geschieht durch Hebung der Säule *s*, während die feine Einstellung, sowie auch die Messung von grösseren Strecken mit Hilfe der Mikrometerschraube *m* ausgeführt wird. Ausserdem wird der Zuwachs an dem Ocularglasmikrometer abgelesen. *t* Trieb zum Einstellen des Tubus. *l* Libelle. *r* Stellschraube. Der Apparat wird, wie auch die zu erwähnenden Registrirapparate, nach meinen Angaben vom Universitätsmechanikus Albrecht in Tübingen angefertigt (vgl. Bot. Ztg. 1887, p. 27). Etwas andere Constructionen dieser Art sind bei Wiesner (Zeitschrift f. Mikroskopie 1893, Bd. 10, p. 147) und in dem Preiscourant von Leitz zu finden. Ein wenig befriedigender Apparat dieser Art wurde bei Sachs (Arbeiten des Bot. Instituts in Würzburg 1878, Bd. 2, p. 135) benutzt.

Zu diesen und vielen anderen Demonstrationen dient mir ein von Zeiss gebauter Projectionsapparat, der die Anwendung von 10—10 000 facher Vergrösserung gestattet[1]. Indem ich die von einer Bogenlampe (30—50 Ampère) ausgehenden Lichtstrahlen durch Wasser und Eisensulfatlösung lenkte, erreichte ich, dass Schwärmsporen, Plasmaströmungen etc. bei sehr starker Vergrösserung projicirt werden können. Für die Demonstration des Wachsthums hat sich als Object das 25—30 mm hohe erste Laubblatt der Keimlinge von Avena oder Hordeum bewährt, die in eine kleine Cüvette gebracht und kurz vor dem Versuche ganz unter Wasser gesetzt werden. Als fixe Marke dient der Schatten eines Stabes, den man so richtet, dass die fortwachsende Spitze diese Marke in kurzer Zeit erreicht. Die Spitze rückt bei ca. 4000 facher Vergrösserung in 1 Minute um 60 mm vor, wenn der reale Zuwachs in dieser Zeit 0,015 mm beträgt.

1) Näheres bei Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 711.

Da, wo das gewöhnliche Mikroskop nicht gut anwendbar ist, benutze ich ein Mikroskop mit horizontal gerichtetem Tubus, dessen Einrichtung aus Fig. 6 ersichtlich ist.

Für eine exacte Bestimmung sind die sehr genauen und generell anwendbaren optischen Methoden schon desshalb vorzuziehen, weil eine Beeinflussung der Wachsthumsthätigkeit durch die Ankuppelung der Pflanze vermieden wird. Indess kann in vielen Fällen auch die Hebelvergrösserung für die Messung und die Demonstration des Wachsthums mit Vortheil angewandt werden[1]. Ein geeigneter Apparat ist in Fig. 7 abgebildet. Eine Bestimmung der Vergrösserung des Umfanges erreicht man, indem man nach dem Vorgang von Hales, Duhamel, Reinke[2] einen feinen Draht um die Pflanze schlingt, dessen eines Ende unverrückbar befestigt ist, während man die Bewegung des anderen Endes direct oder vergrössert an einem Hebelwerk verfolgt. Ferner sind Tastzirkel[3] (incl. Sphärometer) und Fühlhebel[4] in verschiedenen Constructionen zur Messung des Dickenzuwachses benutzt worden. Dieser lässt sich auch sehr exact bestimmen, indem man mit Hilfe des in Fig. 6 abgebildeten Mikroskopes das Fortrücken einer angeklebten Metallspitze verfolgt, während das Object mit der

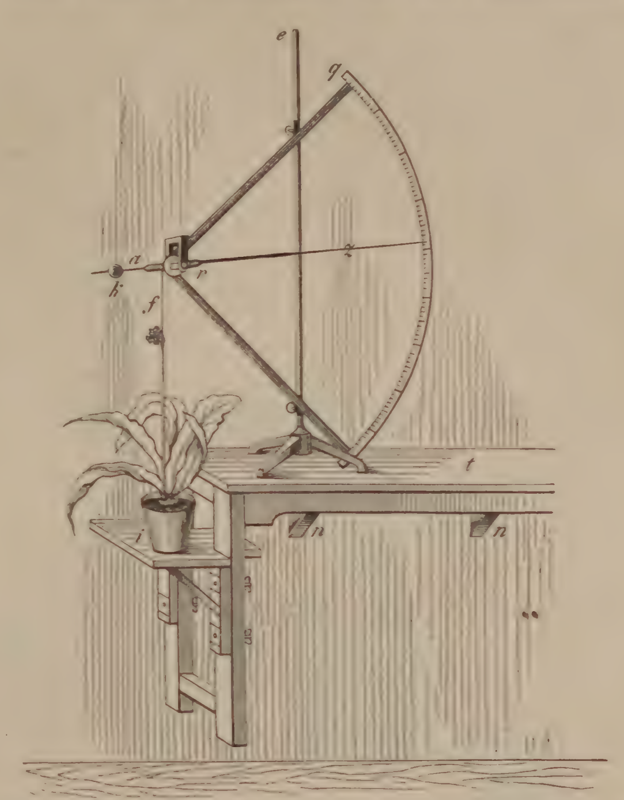


Fig. 7. Der Seidenfaden *f* ist einerseits an die Pflanze, andererseits an der Rolle *r* befestigt. Mit dieser ist der Zeiger *z* verbunden, der sich bei Verlängerung der Pflanze senkt und dessen Ausschlag, je nach Anwendung der grösseren oder kleineren Rolle, das 40- oder 80fache des Zuwachses beträgt. — In der Figur ist zugleich der an der Wand (bei *n*) zitterfrei fixirte Tisch *t* dargestellt, an dessen frei endigenden Füssen das verstellbare Tischchen *i* in gewünschter Höhe fixirt wird.

1) Sachs, l. c. u. Lehrbuch II. Aufl., 1870, p. 632.

2) Hales, Statik 1748, p. 74; Reinke, Bot. Zeitung 1876, p. 148 u. 114.

3) G. Kraus, Die Wasservertheilung i. d. Pflanze 1879, I, p. 74 Separat a. d. Festschrift d. naturf. Gesellsch. z. Halle; F. Darwin u. A. Bateson, Annals of Botany 1893, Bd. 7, p. 468; 1890, Bd. 4, p. 118.

4) Jost, Ber. d. botan. Gesellsch. 1892, p. 600; Macmillan, American Naturalist 1891; Frost, Minnesota Botanic. Studies 1894, IV, p. 182; Golden, Botan. Centralbl. 1894, Bd. 59, p. 169.

opponirten Flanke einer unverrückbaren Widerlage anliegt. Auch lässt sich das tangentiale Wachsthum genau durch mikrometrische Messung des Abstandes zweier auf der Peripherie aufgetragener Marken ermitteln [1]).

Mit der zuletzt genannten Methode erzielt man eine exacte Bestimmung des Partialzuwachses auch an den sich krümmenden Pflanzentheilen, sofern man

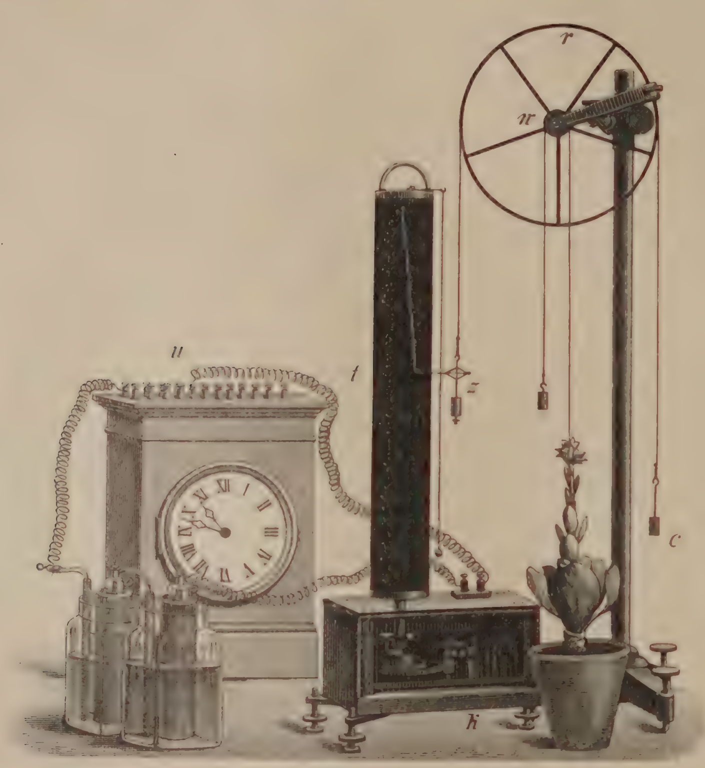


Fig. 8.

den Abstand der Marken derart wählt, dass der Unterschied zwischen Bogen und Sehne vernachlässigt werden kann. Ausserdem wird an gekrümmten Objecten durch Anlegen von biegsamen Maassstäben oder durch Benutzung von getheilten Kreisbogen gleicher Krümmung gemessen [2]). Wie im näheren die Vertheilung der Zuwachsbewegung mit Hilfe von künstlichen oder natürlichen Marken ermittelt wird, ist schon früher besprochen worden. Die Tuschmarken werden mit einem feinen Pinsel [3]) oder mit Hilfe eines Systems von (parallelen)

---

1) Vgl. Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 23; Druck und Arbeitsleistungen 1893, p. 294.

2) Sachs, Arbeit. d. Bot. Instituts in Würzburg 1873, Bd. 1, p. 391.

3) Im Princip schon angewandt von Hales, l. c. p. 186, 193; Duhamel, Naturgesch. d. Bäume 1765, Bd. 2, p. 36; Cotta, Naturbeob. über die Bewegung d. Saftes 1806, p. 64. Vgl. Wiesner, Sitzungsb. der Wiener Akad. 1883, Bd. 88, Abth. 1, p. 453; Sachs, l. c. p. 421.

über einen Kork gespannten Rosshaaren[1]) oder, bei massiveren Objecten, mittelst eines Theilrädchens[2]) aufgetragen.

Um während längerer Zeit zu beobachten wird man thunlichst registrirende Apparate benutzen. In ausgedehnter Weise hat solche zuerst Sachs[3]) angewandt, der die Spitze seines Zeigers am Bogen (vgl. Fig. 7) Curven auf die berusste Papierumkleidung eines Cylinders schreiben liess, der eine Umdrehung in der Stunde ausführte. Vollkommener sind die weiterhin von Wiesner[4]), Baranetzky[5]) und anderen Forschern[6]) benutzten Apparate, bei welchen die Vergrösserung des Zuwachses durch eine Doppelrolle erzielt wird. Ausser diesem Princip haben zur Registrirung des Dickenwachsthums auch andere Hebelvergrösserungen Verwendung gefunden.

Fig. 8 stellt einen nach meinen Angaben angefertigten Apparat dar, der nach dem von Baranetzky angewandten Princip dadurch eine Treppencurve mit dem Schreibzeiger z zeichnet, dass der mit Papier überzogene berusste Cylinder t, je nach der Stellung des auslösenden Uhrwerks, jede $^1/_4$, $^1/_2$, 1, 2 Stunden etc. eine kleine Drehung macht. Die so markirten Strecken geben also den realen Zuwachs im Verhältniss der Rolle w zur Rolle r vergrössert an.

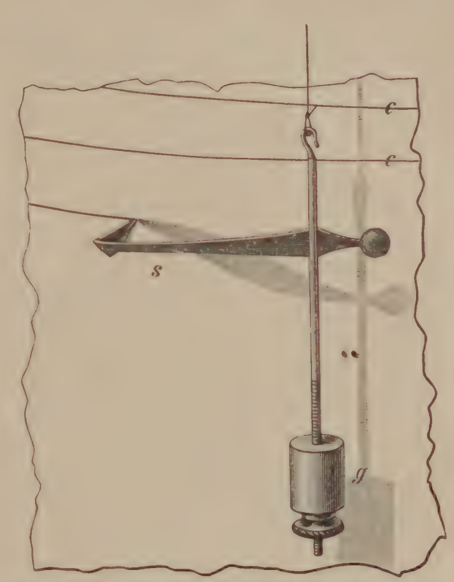


Fig. 9. s Schreibfeder; g Spanngewicht. Ueber andere Constructionen der Schreibfeder vgl. z. B. Langendorff, l. c. p. 41.

Wenn sich aber der durch ein Uhrwerk betriebene Cylinder continuirlich dreht und jede Stunde eine Umdrehung macht, so giebt der verticale Abstand der geschriebenen Spirallinie (vgl. Fig. 9 c—c) den vergrösserten stündlichen Zuwachs an. Ausser diesem Apparat (Abbildung in I. Aufl., Bd. II, p. 86) benutze ich auch einen anderen, dessen Cylinder eine Umdrehung in 24 Stunden ausführt und bei welchem die Wachsthumscurve direct auf Coordinatenpapier geschrieben wird. In diesem Falle wird dann die Curve mit Schreibfeder und Glycerin-Anilinblautinte geschrieben (Fig. 9), eine Methode, die auch bei den anderen Apparaten an Stelle des Schreibens auf berusstes Papier angewandt wird. Uebrigens kann ein geschickter Experimentator sich leicht einen ganz ordentlich arbeitenden Registrirapparat aus einer Rollen-

1) Wiesner, l. c. p. 474.

2) Grisebach, Archiv f. Naturgesch. 1843, IX, Bd. 1, p. 269, Wiesner, l. c. 1883, p. 473.

3) Sachs, Arbeit. d. Bot. Instituts in Würzburg 1872, Bd. 1, p. 113. Sachs nennt den Apparat »selbstregistrirendes Auxanometer«.

4) Wiesner, Flora 1876, p. 466.

5) Baranetzky, Die tägliche Periodicität d. Längenwachsthums 1879, p. 21.

6) Cohn, Jahresb. d. schles. Gesellsch. f. vaterl. Cultur 1879; Pfeffer, Pflanzenphysiol. 1881, II, p. 86; Botan. Zeitung 1887, p. 29. Zur Registrirung des Dickenwachs-

combination, sowie aus einer einfachen Federuhr aufbauen, die man einen Lampencylinder mit der Schnelligkeit des Minuten- oder Stundenzeigers herumdrehen lässt.

Mit Hilfe der electrischen Uebertragung kann man auch den registrirenden Apparat in beliebiger Entfernung von der zu prüfenden Pflanze aufstellen. Auf die Technik dieser Einrichtungen (von denen eine Frost, l. c. benutzte) kann hier indess ebensowenig eingegangen werden, wie auf die Kritik der mannigfachen Fehlerquellen[1]). Bemerken will ich nur, dass man bei erheblichen Feuchtigkeitsschwankungen der Luft entweder, abgesehen von dem über die Rolle (*w* Fig. 8) laufenden Stücke, Platindrath anwenden oder sich durch Vereinigung von Hanf- und Seidenfäden einen Faden herstellen muss, der in Folge der entgegengesetzten hygroskopischen Dimensionsänderung keine Längenänderung erfährt.

Ohne Frage wird in der Zukunft die photographische Registrirung[2]) in diesen und anderen physiologischen Vorgangen die Hauptrolle spielen. Mit Hilfe eines durchaus automatisch arbeitenden Apparates habe ich mir auch in gewünschten Intervallen photographische Aufnahmen der succesiven Phasen von Wachsthums- und Bewegungsvorgängen auf Filmsrollen (800 Bilder) hergestellt, die dazu dienen, das, was sich in Wochen oder Tagen abspielte, auf kinematographischem Wege im Auditorium im Zeitraum von 1—1½ Minuten vorzuführen[3]).

Kapitel II.

Mechanik des Wachsens.

§ 7. Allgemeines.

Bei dem formativen Wachsen, auch dem in Geweben, handelt es sich stets um die regulatorisch gelenkte Vergrösserung von Zellen, und wir können uns desshalb bei Betrachtungen über die allgemeine Wachsthumsmechanik (II, p. 1) an die einzelne Zelle halten. In dieser muss (sofern sie ein Dermatoplast ist) nothwendig die Zellhaut wachsen, wenn ein äusserlich sichtbarer Gestaltungsvorgang erzielt werden soll. Dieses Wachsen ist eine physiologische Leistung, die nur durch den lebensthätigen Protoplasten ermöglicht und vollbracht wird. Mit der Aufnahme des Wachsens werden aber, so wie es nothwendig sein muss, vermöge der allseitigen Verkettung alle diejenigen Thätigkeiten erweckt oder regulirt, die zur Realisirung des Wachsens und zur Erhaltung des nöthigen

thums angewandte Apparate bei Macmillan, American Naturalist, Mai 1891; Reuss, Forstl. naturw. Zeitschrift 1893, p. 146; Bot. Centralbl. 1893, Bd. 55, p. 348; Frost, Minnesota Botanical Studies 1894, IV, p. 181; Golden, Botan. Centralbl. 1894, Bd. 59, p. 169; Baranetzky, Ber. bot. Ges. 1899, p. 20. Ueber die in der Thierphysiologie üblichen Methoden vgl. z. B. O. Langendorff, Physiol. Graphik 1891; E. J. Marey, Methode graphique 1878.

1) Vgl. z. B. Sachs, Flora 1876, p. 108ff.

2) Vgl. z. B. Langendorff, l. c. p. 81; Marey, Die Chronophotographie 1893.

3) Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 738.

Gleichgewichts direct oder indirect nothwendig sind (II, Kap. VII. Vgl. Bd. I, Kap. I). Als einen sichtbaren Erfolg dieses correlativen Waltens sehen wir mit der Vergrösserung der Zelle ein Wachsthum (Vermehrung) der Protoplasmamasse, sowie eine Theilung des Zellkerns und der Zelle eintreten (II, Kap. III). Zugleich wird durch eine entsprechende Stoffproduction für die Erhaltung der Turgorhöhe gesorgt, und ebenso sind die Production der Stärke bis zu einem bestimmten Grenzwerth, die Neubildung einer Zellhaut um den plasmolysirten Protoplasten u. s. w. Beispiele der nie fehlenden regulatorischen Lenkung (vgl. I, § 93).

Jedenfalls darf man auch in diesem Falle nie vergessen, dass die Wachsthumsthätigkeit als ein verwickelter physiologischer Vorgang nur im Zusammenhang mit der Gesammtthätigkeit besteht und verständlich ist, dass aber die Forschung naturgemäss genöthigt ist, zuerst die Einzelfunctionen in das Auge zu fassen und thunlichst auf die zunächst maassgebenden Factoren zurückzuführen (I, § 1). Selbst dann also, wenn dieses Ziel in Bezug auf die Zellhaut vollständig erreicht wäre, würde damit doch immer nur eine, allerdings wichtige und unerlässliche Partialfunction, aber keineswegs das gesammte Problem des organisatorischen Wachsens aufgehellt sein. Zu diesem gehört vor allem auch Wachsthum und Vermehrung des Protoplasten, die auch für diejenigen Organismen (Gymnoplasten) unerlässlich sind, in denen die zellhautbildende Thätigkeit nicht ausgeübt wird.

Leider haben wir aber in dieses organisatorische Schaffen des Protoplasten, dessen Thätigkeit allgemein das fundamentalste und schwierigste Problem bildet, in causaler Hinsicht eine so mangelhafte Einsicht, dass wir uns auf einige allgemeine Erörterungen beschränken müssen. Etwas näher werden wir dann auf die Wachsthumsmechanik der Zellhaut eingehen, die als eine extraplasmatische Partialfunction besser der Forschung zugänglich ist (I, § 9; II, § 1). In Kürze soll ferner (II, § 10) der Stärkekörner gedacht werden, die durch Vermittlung specieller Plasmaorgane (Chromatophoren) entstehen und wachsen. Dagegen haben wir keinen Grund, auf die Krystalle und Krystalloide einzugehen, die offenbar ebenso wie andere Krystalle entstehen und wachsen, deren Auftreten indess insofern von der vitalen Thätigkeit abhängt, als dadurch in regulatorischer Weise das auskrystallisirende Material geschaffen und zusammengeführt wird.

Zu dem innersten Wesen des Organismus gehört die Imbibitions- und Quellungsfähigkeit, die es ermöglicht, dass sich unter stetigem Austausch mit der Aussenwelt, im Innern des lebensthätigen Protoplasten der Stoffumsatz abspielt, durch welchen die Betriebsenergie gewonnen und das Material für den organisatorischen Aufbau geschaffen werden (I, § 1, 77). Gleichviel ob diese Baustoffe am Entstehungsort oder fern von diesem eingefügt oder angegliedert werden, jedenfalls gehört das Eindrängen und Einfügen zwischen das Bestehende, gehört das Wachsthum durch Intussusception zu den unerlässlichen und fundamentalen Eigenschaften des Protoplasten und des ganzen Organismus. Denn das Wachsen eines Blattes oder Stengels wird nicht durch Anlagerung von aussen (Apposition), sondern durch Vergrösserung und Vermehrung der Zellen bewirkt. Ebenso findet Intussusception im Protoplast statt, wenn sich ein Krystall eindrängt oder wenn sich der Zellkern vergrössert, der ebenso wie die anderen plasmatischen Theile durch Intussusception wächst, wenn ein Molecülcomplex, ein Molecül, ein Atom in das Innere der organisirten Masse eingefügt wird. Nicht minder wird

bei der Vertheilung der männlichen Plasmamasse in der Eizelle Intussusception erzielt.

Neben der Intussusception ist bei den quellungsfähigen Körpern auch Apposition (Juxtaposition) möglich, während den undurchdringlichen Körpern (Krystallen etc.)[1] nur der zuletztgenannte Wachsthumsmodus zur Verfügung steht. In der That werden bei den organisirten Massen, auch in der Zellhaut (II, § 8, 9), beide Modalitäten benutzt. Jedoch ist es bei der Zunahme durch die gleichartige Masse oft schwierig, eine bestimmte Entscheidung zu treffen, während z. B. dann kein Zweifel besteht, wenn Krystalle von Calciumoxalat oder andere Fremdkörper in die Zellhaut oder in den Protoplasten eingelagert werden.

Die Intussusception wurde bereits von Lamarck[2] als eine unerlässliche Eigenschaft der Organismen angesprochen. Mit diesem Forscher ziehen wir die Begriffsbestimmung im weitesten Sinne, rechnen also jede Inneneinlagerung hierher, gleichviel wie sie in formaler und energetischer Hinsicht zu Stande kommt, ob es sich also z. B. um Ausscheidung im Inneren oder um Einführung von geformten Massentheilen handelt. Ebenso kann in unserem Sinne Apposition z. B. durch Anlagerung von Zellen, Hautlamellen, Molecülen oder Atomen erzielt werden. Jedenfalls liegt kein Grund vor, nur bei molecularen Vorgangen oder nur bei der Einlagerung von gleichartiger Substanz von Intussusceptionswachsthum zu reden, wie es gelegentlich von Forschern geschah, deren Aufmerksamkeit auf einen einzelnen Wachsthumsvorgang concentrirt war[3]. Natürlich wird man bei dem Rückverfolg des Wachsens auf die letzten physiologischen (I, § 8) oder chemischen Einheiten schliesslich auf Apposition stossen[4]. Denn die Atome sind untheilbar und undurchdringlich und vermuthlich wachsen öfters Micellen oder höhere Complexe dauernd oder zeitweise durch Apposition. Eine scharfe Abgrenzung ist aber auch schon desshalb nicht möglich, weil auf die Apposition unmittelbar oder allmählich die Intussusception folgen kann. Es ist das nicht nur bei der Vereinigung von Protoplasten zu sehen, sondern tritt auch z. B. ein, wenn das zunächst apponirte Quecksilber allmählich in die Bleiplatte eindringt. Bei der möglichen Mannigfaltigkeit dürften wohl auch durch die Eintheilung in cellulare, lamellare, moleculare Intussusception[5] Kategorien geschaffen sein, in die nicht alle realen Fälle glatt passen.

Wie das organisatorische Wachsen im näheren ausgeführt werden mag, immer wird ihm durch die besondere Structur und die damit verkettete besondere Thätigkeit die bestimmte Richtung aufgedrängt, durch welche die specifische Entwickelung der Art zu Stande kommt (I, § 47; II, Kap. VII). Vermöge dieser Thätigkeit können dann, neben der Fortbildung und Vermehrung der nur durch Theilung sich erhaltenden Organe, auch Neuformationen geschaffen werden, die,

---

1) Ebenso wachsen die quellungsfähigen Eiweisskrystalle (Krystalloide) durch Apposition. Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 516. Vgl. über diese u. ihre künstliche Darstellung Bd. I, p. 458, 68.

2) Lamarck, Philosoph. zoolog. Nouv. Ed. 1830, Bd. I, p. 382 (Erste Auflage 1808).

3) Vgl. z. B. Krabbe, Jahrb. f. wiss. Bot. 1887, Bd. 18, p. 412; Noll, Flora 1895, p. 80; Bütschli, Unters. ü. Structuren 1898, 223. — Eine allgemeine Auffassung z. B. bei Pfeffer, Studien z. Energetik 1892, p. 250; Wiesner, Elementarstructur 1892, p. 193.

4) Pfeffer, l. c. p. 254.

5) Wiesner, l. c. p. 223.

wie die Zellhaut, besondere Functionen im Dienste des Organismus zu vollbringen haben (I, § 8). Gleichviel ob solche Neuformationen aus todter Masse oder durch die Transformation lebendiger Substanz entstehen, jedenfalls ist mit deren Existenz ein Complex geschaffen, der mit seinen Eigenschaften wirksam eintritt. Das ist ja auch dann der Fall, wenn durch einen Krystallsplitter der Ansatz des zum Wachsthum dienenden Materials an bestimmter Stelle veranlasst wird[1]. Sicherlich wird Analoges auch in der Gesammtheit der Wachsthumsvorgänge vorkommen, jedoch ist das Wachsthum des Organismus von dem eines Krystalls schon desshalb grundverschieden, weil es sich bei einem localisirten Auskrystallisiren stets nur um eine Einzelreaction, nicht aber um das verwickelte Gesammtgetriebe des Organismus handelt.

Durch das regulatorische Walten im Organismus wird es, wie schon erwähnt (I, Kap. I; II, Kap. VII), ermöglicht, dass mit den allgemeinen Energiemitteln die so überaus mannigfachen formativen Leistungen vollbracht werden. Allerdings fehlt uns eine befriedigende Einsicht in das maassgebende Walten im Protoplasma, das in letzter Instanz auf molecularen Processen beruht. Denn darauf basiren die chemischen Umsetzungen im Bau- und Betriebsstoffwechsel. Derartige Processe liegen also vor, wenn ein producirtes Stofftheilchen in der Nähe oder Ferne durch physikalische Richtwirkung (wie beim Krystallisiren), durch Oberflächenenergie, durch chemische Affinität zur Angliederung oder Eingliederung gebracht wird, oder wenn dieses im Entstehungsmoment oder durch irgend welche Combinationen erzielt wird.

Damit sind zugleich diejenigen Energiemittel[2] gekennzeichnet, die allgemein in Frage kommen, während den turgorlosen Gymnoplasten die osmotische Energie abgeht, die auch in den turgescenten Zellen die für das Wachsthum des Zellkerns, des Cytoplasmas etc. nothwendige Arbeit nicht zu leisten vermag. Ja bei diesem Wachsen, sowie bei dem Dickenwachsthum der Zellhaut ist sogar die entgegenwirkende Turgorenergie zu überwinden, die aber theilweise bei dem Flächenwachsthum der Zellhaut (II, § 8), sowie bei Ueberwindung äusserer Widerstände (II, § 35) die mechanischen Leistungen vollbringt.

In dem osmotischen Druck, der zumeist 5—15 Atm. beträgt (I, p. 121), steht zwar eine ansehnliche Energiequelle zur Verfügung, die aber nicht diejenige Intensität erreicht, zu der die anderen genannten Energiemittel ansteigen können. Denn um z. B. die Quellungskraft (Oberflächenenergie) der Stärke zu äquilibriren, bedarf es eines Druckes von 2500 Atm. (I, § 12). Um das Gefrieren des Wassers bei —20° C. zu verhindern, ist sogar ein Gegendruck von 13000 Atm. nothwendig[3], und geringer ist auch nicht die Energie, mit der die Bildung von Krystallen oder von Ausscheidungen bei chemischen Reactionen angestrebt wird[4]. Durch dieses Streben können demgemäss gewaltige Aussenleistungen vollbracht

1) Ohne einen solchen Anstoss tritt keine Ausscheidung ein und es entsteht eine übersättigte Lösung. Vgl. Ostwald, Zeitschrift f. physikal. Chem. 1897, Bd. 22, p. 289; Lehrbuch d. allgem. Chemie II. Aufl. 1891, Bd. 1, p. 1043. Siehe auch dieses Buch, Bd. I, p. 474. — Ueber die periodische Entstehung von Ausscheidungen auf solche Weise vgl. R. E. Liesegang, Zeitschrift f. physik. Chem. 1897, Bd. 23, p. 365.

2) Vgl. Pfeffer, Studien zur Energetik 1892, p. 163. Vgl. Bd. II, letztes Kap.

3) Clausius, Die mechanische Wärmetheorie 1876, Bd. I, p. 174.

4) Lehmann, Molekularphysik 1888, Bd. 1, p. 349.

und selbst Steine gesprengt werden. Es kann desshalb nicht Wunder nehmen, dass die Cohäsion der Zellwand die Bildung und das Wachsthum der Krystalle von Calciumoxalat nicht hindert. Der Aggregatzustand des Protoplasmas (I, § 7) setzt aber dem Wachsthum eines Körpers nur geringen mechanischen Widerstand entgegen.

§ 8. Wachsthumsmechanik der Zellhaut.

Da der Protoplast durch die selbstthätige Umkleidung mit einer Zellhaut den ihm zur Verfügung stehenden Raum abgrenzt, so ist ihm eine Veränderung des Umrisses nur soweit möglich, als er ein allgemeines oder localisirtes Ausgestalten, also ein Wachsthum der Zellhaut bewirkt. Ausserdem wird bekanntlich häufig, insbesondere nach Vollendung des Flächenwachsthums, ein Dickenwachsthum der Zellhaut ausgeführt, wie denn überhaupt der Protoplast zur Erreichung seiner Ziele und Zwecke in verschiedener Weise für den Ausbau, sowie nöthigenfalls für die physikalische oder chemische Veränderung der Membran zu sorgen hat (I, § 83, 84). Da diese selbst ein für sich nicht lebendiges Organ ist (I, § 7), so werden alle jene Vorgänge, wird also auch das Wachsthum direct oder indirect vermittelt und dirigirt durch den lebensthätigen Protoplasten, der auch das Material für das Wachsen zu schaffen hat, das wiederum nur gelingt, wenn der Protoplast der Zellhaut angeschmiegt ist.

Wie so oft, wird auch in diesem Falle die Aufgabe nicht immer mit denselben Mitteln gelöst. So ist schon die neugebildete Haut nicht immer aus demselben Stoffe aufgebaut (I, § 83), und zudem wird die Haut in gewissen Fällen durch eine Secretion, in anderen durch eine Metamorphose der peripherischen Plasmamasse gebildet. Ferner ist es gewiss, dass Wachsthum sowohl durch Apposition, als auch durch Intussusception vermittelt wird, obgleich es in dem einzelnen Falle häufig nicht möglich ist, den angewandten Modus zu präcisiren. So weit unsere Erfahrungen ein Urtheil gestatten, wird Apposition sehr oft, jedoch nicht ausnahmslos, bei dem Dickenwachsthum benutzt. Dagegen dürfte Intussusception vielfach bei dem Flächenwachsthum im Spiele sein, das aber auch, und vielleicht häufig, durch ein regulatorisch gelenktes plastisches Dehnen der Membran erzielt wird. Auch in diesem Falle kann das Wachsthum continuirlich und ohne Verdünnung der Membran fortschreiten, wenn gleichzeitig für ein entsprechendes appositionelles Dickenwachsthum gesorgt wird.

Diese Modalitäten sind auch in energetischer Hinsicht verschieden. Denn während bei der Intussusception (actives Wachsen) die Betriebsenergie durch diejenigen Vorgänge gewonnen wird, welche das Eindrängen der Substanztheile in die Membran bewirken (Volumenergie durch chemische oder physikalische Vorgänge; II, letztes Kap.), wird bei dem plastischen Wachsen (passives Wachsen) die Zellhaut durch eine von aussen wirkende Dehnkraft, durch die Turgorenergie passiv verlängert[1]. Somit ist passives Wachsthum ausgeschlossen, wenn eine zureichende Dehnkraft nicht vorhanden ist. Uebrigens ist schon

---

1) Pfeffer, Studien z. Energetik 1892, p. 218. Hier ist auch die Quellung berücksichtigt.

p. 29 darauf hingewiesen, dass durch die bei der Intussusception thätigen Energiemittel eine viel höhere mechanische Intensität erreichbar ist, als in dem Turgor (in der osmotischen Energie) zur Verfügung steht. Ebenso ist schon hervorgehoben, dass diese Turgorenergie überwunden werden muss, wenn durch die Verdickung der Zellwand der Wohnraum des Protoplasten mehr und mehr verkleinert wird.

Das Wachsthum kommt aber immer nur soweit zu Stande, als es durch regulatorische Verwendung und Lenkung der potentiellen Befähigungen (Energiemittel) in Scene gesetzt wird. Desshalb kann das Wachsthum in wachsthumsfähigen Zellen durch selbstregulatorisches Walten zum Stillstand gebracht werden. Ein Stillstand wird u. a. auch durch die Entziehung von Sauerstoff bewirkt, weil dann nicht mehr in zureichender Weise diejenigen vitalen Operationen ausgeführt werden, durch die entweder Intussusception bewirkt oder die Cohäsion der Zellwand so weit herabgesetzt wird, dass durch die herrschende Turgorspannung plastische Dehnung ermöglicht ist. Denn eine solche ist zumeist ohne einen erweichenden Einfluss unmöglich, weil ausserdem die Zellwand durch die Turgorenergie nicht bis zur Elasticitätsgrenze in Anspruch genommen ist. Es wird dieses dadurch erwiesen, dass nach Entziehung des Sauerstoffs die Spannung der Wandung durch Anhängen von Gewichten um $^1/_3$ vermehrt werden kann, ohne dass eine bleibende Dehnung erfolgt[1]. Ja bei Pilzen tritt sogar vorübergehend ein Wachsthumsstillstand ein, wenn die Turgorspannung durch Uebertragen aus concentrirterer in verdünntere Lösung plötzlich um 10—15 Atm. gesteigert wird (nach Beobachtungen im Leipziger Institut).

Ein solches Erweichen, durch welches das Wachsthum der Zellwand beliebig lenkbar und localisirbar ist, muss in der That möglich erscheinen, da in vielen Fällen die Eigenschaften der Zellwand durch den Einfluss des lebendigen Protoplasten modificirt werden (I, § 84). Auch gewährt Oedogonium ein anschauliches Beispiel dafür, dass in Folge des selbstregulatorischen Waltens die Zellwand ohne Steigerung des Turgors einreisst und dass durch plastische Dehnung eine ansehnliche Zuwachsbewegung erzielt wird (II, p. 11). Allein wenn in diesem und anderen Beispielen plastisches Wachsen feststeht oder wahrscheinlich ist, so ist doch in anderen Fällen offenbar Intussusceptionswachsthum thätig, durch dessen regulatorische Lenkung ebenso beliebige Ausgestaltungen möglich sind.

Unter allen Umständen ist aber zur Realisirung des Wachsens das richtige Zusammenwirken verschiedener energetischer, vorbereitender und auslösender Factoren nothwendig, und demgemäss kann schon durch die Variation eines dieser Factoren eine Aenderung und eine Hemmung der Wachsthumsthätigkeit erzielt werden. Bei richtiger Würdigung dieser Beziehungen ist es selbstverständlich, dass aus der Verlangsamung des Wachsens bei Abnahme des Turgescenzzustandes nicht folgt, dass die mechanische Arbeit im Wachsthum durch die Turgorenergie geleistet wird. Denn ein solcher Erfolg muss auch dann

1) Pfeffer, Studien z. Energetik 1892, p. 241; Pflanzenphysiol. I. Aufl., Bd. II, p. 59. Für Nichtinanspruchnahme der Wand bis zur Elasticitätsgrenze sprechen auch die Versuche von de Vries, Unters. ü. d. mechan. Ursache d. Zellstreckung 1877, p. 113; Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1893, p. 404, 429; Schwendener u. Krabbe, Jahrb. f. wiss. Bot. 1893, Bd. 25, p. 327. Vgl. auch II, Kap. IV.

herauskommen, wenn der Turgor nur eine der formalen Bedingungen ist (II, § 20), wie das z. B. der Einfluss der Temperatur lehrt, die bei Ueberschreitung des Optimums eine Verlangsamung und endlich den Stillstand des Wachsthums veranlasst, obgleich die Athmung und der Stoffumsatz erheblich gesteigert werden und obgleich in gewissen Fällen die Turgorspannung etwas zuzunehmen scheint (I, § 104, 105; II, § 22). In der That ist der Turgescenzzustand nur eine formale Bedingung für die Gesammtthätigkeit, auch für das Dickenwachsthum und Flächenwachsthum dann, wenn die Betriebsenergie nicht durch die Turgorspannung geliefert wird. Ob unter diesen Umständen dem Turgor in dem Flächenwachsthum neben der formalen Bedeutung auch eine mechanisch vorbereitende Wirkung dadurch zukommt, dass er durch die Dehnung der Membran die Einlagerung von Substanztheilen[1], also das Wachsthum durch Intussusception begünstigt, muss dahingestellt bleiben.

Durch einen genügenden mechanischen Widerstand (der aber nicht nur mechanisch, sondern auch als Reiz wirkt II, § 35—38) kann natürlich immer eine Verlangsamung und ein Stillstand des Wachsthums erzielt werden. Uebrigens geht aus den unten mitzutheilenden Erfahrungen die wichtige Thatsache hervor, dass unter solchen Umständen das Wachsthum der Membran fortschreitet, obgleich in derselben die mechanische Dehnung abnimmt und endlich schwindet. So lange die Wachsthumsfähigkeit bewahrt bleibt, wird das Wachsthum nach Beseitigung der mechanischen Hemmung wieder aufgenommen. Durch dieses Verhalten wird also keine bestimmte Wachsthumsmechanik gekennzeichnet. Jedoch ist wohl zu beachten, dass gleichzeitig Reizeffecte und also neue Bedingungen geschaffen werden, wenn die Beseitigung der mechanischen Hindernisse mit einem Eingriff in den Gewebeverband verknüpft ist[2].

Nach alledem ist es klar, dass durch eine Steigerung des Turgors aus verschiedenen Gründen der Beginn, die Beschleunigung, unter Umständen aber auch die Verlangsamung des Wachsens verursacht werden können. Thatsächlich werden solche Regulationen sehr oft auf andere Weise, d. h. ohne eine Variation des Turgors herbeigeführt. Das ist z. B. der Fall bei der Wachsthumsbeschleunigung, die bei Erhöhung der Temperatur (II, § 22), bei Entziehung des Lichtes (II, § 25), in der geotropischen und heliotropischen Krümmung u. s. w. (II, Kap. XIII) eintritt. Ebenso sind die Hemmung des Wachsens bei Entziehung des Sauerstoffs, und anscheinend auch der Eintritt und die Wiederaufhebung des winterlichen Ruhezustandes (II, Kap. IX) nicht mit einer Variation des Turgors verknüpft. Die Realisirung des Wachsthums, gleichviel auf welche Weise dieses ausgeführt wird, zieht dann immer in der schon angedeuteten Weise die Gesammtthätigkeit in Mitleidenschaft und veranlasst somit auch, dass der Turgor während der Volumzunahme der Zelle auf gleicher Höhe erhalten wird[3]). Von den obwaltenden Verhältnissen hängt es dann ab, ob während

1) Etwas derartiges findet bei dem Wachsthum der Niederschlagsmembranen statt; vgl. Bd. I, p. 90.

2) Vgl. II, § 38 Verletzungen. An dieser Stelle ist auch die Bildung von Callus berücksichtigt. Ueber Thyllen vgl. Schellenberg, Jahrb. f. wiss. Bot. 1896, Bd. 29, p. 261; Mellink, Bot. Ztg. 1886, p. 749.

3) Pfeffer, Druck und Arbeitsleistungen 1893, p. 412, 428, Studien z. Energetik 1892, p. 245; dieses Buch Bd. I, p. 121 u. 520; Noll, Flora 1895, Egsbd. p. 44; Wortmann, Ber. d. bot. Ges. 1887, p. 461.

des Wachsthums der Wassergehalt in der Zelle und den Geweben zu- oder abnimmt. Speciell bei dem Streckungswachsthum (II, § 2 und 3) pflegen die Pflanzentheile wasserreicher[1]) zu werden, während bei der nachfolgenden Verdickung der Wandung eine Abnahme des procentischen Wassergehaltes eintritt, der bei dem Wachsthum der Asomatophyten unverändert bleibt oder doch bleiben kann.

Historisches. Die Versuche, das Wachsthum eines einzelnen organisirten Körpers in die maassgebenden Factoren zu zergliedern, sind von den Stärkekörnern und der Zellhaut ausgegangen. Besonders verdanken wir die ersten klaren Erörterungen über das moleculare Intussusceptionswachsthum Nägeli[2]), der, wenigstens in den Hauptzügen, die Factoren in Betracht zog, auf welche in § 7 hingewiesen ist. Diese Erörterungen, in denen versucht wurde, die Wachsthumsvorgänge bis auf die molecularen Processe zu verfolgen, behalten ihre hohe theoretische Bedeutung, obgleich sie von der unrichtigen Voraussetzung ausgingen, dass das Wachsthum und die Gestaltung der Stärkekörner durch Intussusception bewirkt wird (II, § 10; über Molecularstructur vgl. I, § 13). Im Anschluss an diese Studien nahm Nägeli an, dass die Zellhaut gewöhnlich durch Intussusception, vereinzelt aber auch durch Apposition wachse. Nachdem dann weiterhin öfters die Allgemeingiltigkeit des Intussusceptionswachsthums angenommen worden war, führte die berechtigte Gegenreaction Andere[3]) zu dem entgegengesetzten Extreme, nämlich zu der Auffassung, dass die Zellhaut nur durch Apposition wachse, dass folglich das Flächenwachsthum der Zellhaut immer durch plastische Dehnung bewirkt werde. Von anderen Forschern[4]) wurden aber inzwischen weitere Argumente für Intussusception beigebracht, so auch in jüngster Zeit von Strasburger, der sich nunmehr der schon in der I. Aufl. dieses Buches (Bd. II, § 15) vertretenen Ansicht anschliesst, dass das Wachsthum auf verschiedene Weise vermittelt wird. Ausgedehnter als in der I. Auflage (l. c.) habe ich[5]) fernerhin eine nähere Zergliederung der energetischen, vorbereitenden und auslösenden Factoren, sowie des regulatorischen Zusammenwirkens vorgenommen. Indem ich hierauf verweise, bemerke ich kurz, dass zuerst Sachs[6]) eine ent-

1) G. Kraus, Ueber d. Wasservertheilung i. d. Pflanze 1879, I Sep. a. Festschrift d. naturf. Ges. z. Halle; 1880, II Sep. a. Abhdlg. d. naturf. Ges. z. Halle Bd. 15.

2) Nägeli, die Stärkekörner 1858, p. 213.

3) Schmitz, Sitzungsb. d. niederrhein. Gesellsch. f. Natur- u. Heilkunde 6. Dec. 1880; Strasburger, Bau u. Wachsthum d. Zellhäute 1882; Klebs, Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1886, Bd. 2, p. 372; Noll, Unters. ü. d. Wachsthum der Zellmembran 1887, p. 126; Wortmann, Bot. Ztg. 1889, 230. Weitere Literatur, Zimmermann, Pflanzenzelle 1887, p. 153; Askenasy, Ber. d. bot. Ges. 1890, p. 85; Wiesner, Die Elementarstructur 1892; Strasburger, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 31, p. 572. — Ueber Cystolithen siehe Giesenhagen, Flora 1890, p. 90.

4) Leitgeb, Bau und Entwickelung d. Sporenhäute 1884; Wille, Entwickelungsgeschichte d. Pollenkörner d. Angiospermen 1886; Krabbe, Jahrb. f. wiss. Bot. 1887, Bd. 18, p. 346. Cramer, Unters. ü. d. verticillirten Siphoneen 1890, p. 35 (Sep. a. d. Denkschr. d. schweiz. naturf. Gesellsch. Bd. 32); Correns, in Zimmermann's Beitr. z. Morphol. u. Physiol. 1893, Bd. I, p. 256; Flora 1889, p. 289. Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1893, p. 429; Strasburger 1898 l. c. etc.

5) Pfeffer, Studien zur Energetik 1892, p. 240 u. Druck u. Arbeitsleistungen 1893, p. 429.

6) Sachs, Lehrb. d. Bot. 1873, III. Aufl., p. 699. — Von nur historischem Interesse ist die Annahme Mariotte's (Oeuvres d. Mariotte 1717, p. 132), der Saftdruck trage, indem er die Zweige, Blätter u. s. w. ausdehne, zum Wachsthum der Pflanze bei.

scheidende mechanische Bedeutung der Turgordehnung beilegte, die, nach seiner Ansicht, das Einlagern von Substanztheilen, also das Flächenwachsthum der Membran durch Intussusception ermöglichen soll. Dagegen lassen die anderen obengenannten Forscher das Flächenwachsthum durch plastische Dehnung der apponirten Schichten zu Stande kommen und nehmen, abgesehen von Wortmann, als vermittelndes Glied eine von dem Protoplasma auf die Zellhaut ausgeübte erweichende Wirkung an. Uebrigens ergiebt sich aus dem schon Gesagten und dem noch Mitzutheilenden, dass Flächenwachsthum ausser durch plastische Dehnung auch durch Intussusception vermittelt wird. Es ist aber hier nicht geboten auf Einzelheiten einzugehen, so z. B. nicht auf die an sich irrige und zudem nichts erklärende Annahme von de Vries und von Wortmann[1], dass allgemein ein Parallelismus zwischen Grösse der Dehnung und der Wachsthumsschnelligkeit der Zellhaut bestehe.

Ein Wachsthum der Zellhaut durch Apposition ist in vielen Fällen unter Benutzung natürlicher oder künstlicher Marken nachgewiesen. So lagern sich bei Citrus, Pandanus und anderen Objecten Krystalle von Calciumoxalat der Zellhaut an und werden dann in diese durch Apposition von Zellhautschichten eingebettet[2]. Eine analoge Einbettung von abgestorbenen Protoplasmatheilen wurde von Klebs, Noll u. A. (l. c.) verfolgt. Ferner constatirte Noll (l. c. p. 124) die Apposition von farblosen Wandschichten an die durch Berlinerblau gefärbte Zellwand von Caulerpa.

Die Intussusception tritt am klarsten hervor, wenn Fremdkörper (Kieselsäure, Calciumcarbonat etc.) in feiner Vertheilung oder in Form von Kryställchen (Calciumoxalat) in die Membran eingelagert werden (I, § 84), während es immer schwierig und oft unmöglich ist, eine Einlagerung gleichartiger Masse sicher zu stellen. Eine solche Einlagerung geht indess nach Correns (l. c.) in der Membran von Gloeocapsa, Apiocystis etc., nach Cramer (l. c.) in der Membran von Neomeris Kelleri vor sich, die in diesen Fällen an Masse und Volumen zunimmt, während Apposition unter den obwaltenden Verhältnissen ausgeschlossen ist[3]. Ferner findet nach Leitgeb (l. c.) bei der Ausbildung der Sporenhäute von Lebermoosen, nach Wille (l. c.) und Strasburger (1898, l. c. p. 574) bei der Ausbildung der Pollenhäute gewisser Pflanzen Wachsthum durch Intussusception statt. Nach C. Müller[4]) kommt in der Wandung der Wurzel-Endodermis von Spiraea filipendula auch eine Einlagerung von sichtbaren, nadelförmigen Cellulosemassen zu Stande.

Ferner spricht für Flächenwachsthum durch Intussusception die Thatsache, dass bei mechanischer Hemmung der angestrebten Vergrösserung das Flächenwachsthum der Membran fortschreitet, obgleich die Turgorspannung mehr und mehr reducirt und in vielen Fällen endlich ganz aufgehoben wird[5]. Dabei nimmt aber die Cohäsion der Wandung nicht ab, die demgemäss, wie es

---

1) De Vries, Mechan. Ursach. d. Zellstreckung 1877, p. 107; Wortmann, l. c. p. 234. — Vgl. darüber Pfeffer, Studien z. Energetik 1892, p. 234; Druck- u. Arbeitsleistungen 1896, p. 306. Schwendener u. Krabbe, Jahrb. f. wiss. Bot. 1893, Bd. 25, p. 323. Siehe auch II, Kap. IV.

2) Pfitzer, Flora 1872, p. 130; H. C. Müller, Entstehung v. Kalkoxalat in Zellmembranen. Leipzig Dissert. 1890, p. 45.

3) Solche Argumentationen finden sich auch schon bei Nägeli, Stärkekörner 1858, p. 281. — Andere Literatur bei Strasburger, 1898, l. c.; H. Fitting, Bot. Ztg. Origin. 1900, p. 151.

4) C. Müller, Ueber die Einlagerung von Cellulose 1897 (Sep. a. Ber. d. deutsch. pharmac. Ges. Jahrg. VII, Heft 1).

5) Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1893, p. 429. Vgl. II, § 35.

zweckentsprechend sein muss, auch dann nicht bis zur Elasticitätsgrenze in Anspruch genommen wird, wenn nach dem Entfernen der Widerlage plötzlich die frühere oder sogar eine gesteigerte Turgorenergie spannend wirkt. Lässt man nach der Entspannung die fortbestehende Widerlage fortschieben, so wird dauernd ein Flächenwachsthum in den nicht oder doch nur sehr wenig gespannten Zellwänden ausgeführt. Unter diesen Umständen kann sogar normaler Weise ein schnelles Wachsen vor sich gehen, wie das gewisse Stengel lehren, in denen die Wandungen der Markzellen während des Streckungswachsthums nahezu spannungslos sind[1]). Ein solches Wachsen kann nicht überraschen, da in einem Theil der oben erwähnten Beispiele das Intussusceptionswachsthum ohne Turgorspannung oder sogar entgegen der Turgorenergie ausgeführt wird. Einige Erfahrungen lassen sogar vermuthen, dass in gewissen Fällen das Wachsthum der Zellhaut auch nach der völligen Entspannung noch nicht stille steht, und vielleicht kommen in solcher Weise bestimmte Wandfaltungen zu Stande[2]). Jedenfalls darf man aber auch schon das Flächenwachsthum der nahezu entspannten Membran unter den obwaltenden Bedingungen (bei Constanz der Elasticität etc.) als einen nahezu sicheren Beweis für das Intussusceptionswachsthum ansehen. Denn um unter diesen Umständen mit einer minimalen Spannungsenergie ein Wachsthum durch plastische Dehnung auszuführen, müsste schon ein ganz besonders verwickeltes Reactions- und Operationsvermögen des Organismus zu Hilfe gerufen werden. Ich kann indess an dieser Stelle nicht näher darlegen, dass die Sache nicht so einfach liegt, wie es sich Noll[3] denkt, der gerne alles Wachsthum auf Apposition zurückführen möchte.

Flächenwachsthum durch plastische Dehnung kommt aber, wie schon bemerkt, bei Oedogonium und vielleicht ziemlich häufig vor. Wenigstens lässt sich in gewissen Fällen auf ein solches Wachsen daraus schliessen, dass mit der Flächenvergrösserung die Dicke der Wandung oder einer bestimmten Wandschicht abnimmt[4]).

Ob aber in einem gegebenen Falle das Wachsthum und speciell das Flächenwachsthum der Zellhaut durch Apposition unter Zuhilfenahme der plastischen Dehnung, oder durch Intussusception ausgeführt wird, ob ferner vielleicht beide Modalitäten combinirt oder vicariirend zur Verwendung kommen können, vermögen wir derzeit nicht zu entscheiden. Jedoch lässt sich mit einiger Sicherheit sagen, dass die Befähigung zu Apposition und Intussusception sowohl bei embryonalem Wachsthum, als auch bei Streckungswachsthum vorkommt.

§ 9. Fortsetzung.

Wir haben hier nicht auf die (mikroskopisch) wahrnehmbare Wachsthumsgestaltung der Zellhaut einzugehen, mit deren formaler Kenntniss, so unerlässlich diese ist, der Complex der zu Grunde liegenden physiologischen Vorgänge

1) R. Kolkwitz, Fünfstück's Beiträge z. wiss. Bot. 1897, I, p. 246.

2) Strasburger 1898, l. c. p. 586; Kny, Ber. d. bot. Ges. 1893, p. 377; Zimmermann, Beitr. z. Morph. u. Physiol. 1893, p. 167, 198.

3) Noll, Flora 1895, Egzgbd. p. 66.

4) Noll, Experimentelle Unters. ü. d. Wachsthum d. Zellhäute 1887, p. 132, Flora 1895, Egzgbd. p. 73; Strasburger, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 31, p. 586; sowie die in diesen Schriften citirten Arbeiten von Schmitz, Klebs etc. Das Absprengen von Cuticula (II, § 9) ist eine Folge des Flächenwachsthums in den inneren Wandschichten, lässt aber die Ursachen dieses Wachsens unbestimmt.

nicht gekennzeichnet wird. Da aber nach den entwickelungsgeschichtlichen Erfahrungen der Protoplast sich eine Hautumkleidung theilweise durch eine directe Metamorphose von Plasmamasse, theilweise durch eine secretorische Thätigkeit schafft, so werden vermuthlich auch verschiedene Proceduren bei dem Wachsthum, überhaupt bei der Veränderung der Zellhaut benutzt[1]. Bei der allgemeinen Besprechung dieser Probleme (I, § 84) wurde auch schon betont, dass in der Zellhaut durch Vermittlung des lebendigen Protoplasten die verschiedensten Veränderungen möglich sind, ohne dass man desshalb eine Durchsetzung der Wandung mit lebendigem Protoplasma annehmen muss[2]. Desshalb ist es auch denkbar, dass z. B. bei dem Intussusceptionswachsthum die einzufügenden Cellulosetheilchen in der Zellwand durch eine Zerspaltung von Proteinstoffen oder anderen Verbindungen oder durch Condensation von Kohlenhydraten entstehen, oder dass sie aus einer zugeführten Lösung zur Ausscheidung gebracht werden (vgl. Bd. I, p. 482).

Zur Zeit ist indess in keinem Falle eine klare Einsicht gewonnen. Auch die Entstehung und Neubildung einer Gallerthülle um gewisse Conjugaten[3] etc. demonstrirt zunächst nur die Befähigung des Protoplasten, secernirte Substanz durch die Zellwand zu befördern und auf diese Weise an der Aussenfläche der vorhandenen Wandung, in einer gewissen Distanz vom Protoplasten, eine ebenfalls aus einem Kohlenhydrat bestehende Wandschicht zu bilden.

Sowie das Flächenwachsthum sind auch das Dickenwachsthum und alle Modificationen der Wandung der Erfolg des regulatorisch gelenkten Getriebes, durch das ebenso die verschiedenen Zellen eines Gewebes eine differente Ausbildung erfahren. Aus diesem correlativen Walten ergiebt sich ebenfalls, dass im allgemeinen erst nach dem Flächenwachsthum die zuweilen sehr ansehnliche Verdickung[4] der Haut, oder die Verholzung, oder Verkorkung etc. ausgeführt werden (I, § 84). Es sind das Umwandlungen, die im Dienste des Organismus zur Erreichung bestimmter Ziele und Zwecke vollbracht werden, die aber nicht nöthig sind, um das Wachsthum zum Stillstand zu bringen. Denn das vermag die Pflanze auch in der wachsthumsfähigen Zelle zu bewirken (II, § 8), und zu-

---

1) Vgl. Bd. I, p. 482. In jüngster Zeit hat Strasburger Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 31, p. 573 weitere Belege für die verschiedene Entstehung von Wandungen geliefert. In dieser Arbeit ist auch die übrige Lit. citirt. Ueber Zelltheilung vgl. II, Kap. III. — Die Plasmolyse gelingt zumeist, jedoch nicht immer in embryonalen Zellen (vgl. Reinhardt, Festschrift für Schwendener 1899, p. 425; Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1893, p. 307). Schon desshalb, weil dieses Verhalten sich nicht in allen wachsenden, vereinzelt aber auch in ausgewachsenen Zellen findet, sind daraus keine bestimmten Schlüsse in Bezug auf das Wachsthum und auf die Entstehung von Zellhaut aus der Hautschicht zu ziehen.

2) Vgl. hierüber dieses Buch Bd. I, p. 484 u. die dort cit. Lit. Ferner Strasburger, l. c. p. 558. Ueber extracellulares Plasma vgl. Schütt, Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 33, p. 594. Bot. Ztg. Ref. 1900, p. 245; O. Müller, Ber. d. bot. Ges. 1899, p. 423; 1900, p. 492.

3) Klebs, Unters. a. d. bot. Institut z. Tübingen 1886, Bd. 12, p. 411 (vgl. dieses Buch I, p. 482). — Allgemeines über die moleculare Wachsthumsmechanik in II, § 7.

4) Vgl. Hofmeister, Pflanzenzelle 1869, p. 359; Klebs, Unters. a. d. bot. Inst. zu Tübingen 1888, Bd. 2, p. 517. Weitere Angaben in den Arbeiten von Wortmann, Zacharias, Sokolowa. — Ueber Urmeristeme vgl. Newcombe, Botanical Gazette 1894, Bd. 19, p. 232.

dem sind vielfach Zellen und Gewebe nicht mehr zur Wachsthumsthätigkeit zu bringen, die keine Verdickung und keine sichtbare Aenderung der Wandung erfahren haben.

In diesen Erwägungen darf man also aus dem Wachsthumsstillstand nicht schlechthin auf Wachsthumsunfähigkeit der Wandung schliessen. Ja selbst, wenn bis dahin für verholzte Membranen ein Flächenwachsthum nicht bekannt ist[1]), so ist damit nicht ausgeschlossen, dass es Ausnahmen giebt oder dass durch eine entsprechende Metamorphose der Zellwand die Wachsthumsfähigkeit wieder gewonnen wird. Thatsächlich wird auch die Cuticula vielfach abgesprengt, weil sie nicht oder nicht genügend wachsthumsfähig ist, obgleich ihr diese Fähigkeit in anderen Fällen augenscheinlich zukommt[2]). Auch sind zuweilen, wie in dem Collenchym des Grasknotens[3]), sehr dicke Wandungen wachsthumsfähig, und zudem vermag die Pflanze durch Erweichung oder durch Weglösen der Wandung oder von Wandschichten den mechanischen Widerstand einer Zellwand herabzusetzen oder zu beseitigen. (Ueber Enzyme vgl. I, p. 508.)

Die Eigenschaften der Haut sind immer nur ein Factor (vgl. II, § 7 u. 8), der zudem durch den lebendigen Protoplasten geschaffen und durch diesen und in dessen Dienst modificirbar ist. Man wird desshalb niemals die allgemeinen und besonderen Wachsthumsvorgänge allein aus der Qualität und der Molecularstructur der Zellhaut ableiten können. Auch die Veränderungen der Haut werden durch den Protoplasten besorgt, der die Wachsthumsbefähigung allgemein oder localisirt modificiren kann. Uebrigens wird z. B. durch eine ansehnliche Einlagerung von Berlinerblau[4]) oder von Kieselsäure[5]) die Wachsthumsthätigkeit der Zellwand noch nicht aufgehoben. Wenn das durch eine grössere Menge Congoroth[6]) geschieht, so ist zunächst fraglich, ob dieser Erfolg durch die Adsorption des Farbstoffs in der Membran oder durch eine Wirkung auf den Protoplasten verursacht wird.

Mit Hilfe der Regulationen kann bei gleicher Wachsthumsfähigkeit der gesammten Membran eine beliebige Ausgestaltung der einzelnen Zelle erzielt werden. Als eine Folge der Selbstregulation überschreiten desshalb die wachsthumsthätigen Zellen von Spirogyra ebensowenig einen bestimmten Durchmesser, wie die Zellen eines Pilzfadens, einer Vaucheria etc., bei denen die Zellwandtheile ihr Wachsthum hinter der paraboloidischen Spitze einstellen[7]). Zugleich lehrt die

---

1) Schellenberg, Jahrb. f. wiss. Bot. 1896, Bd. 29, p. 255; Warburg, Ber. d. bot. Ges. 1893, p. 440; Th. Lange, Flora 1891, p. 393. 426; A. Nathansohn, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 683.

2) Nägeli, Stärkekörner 1858, p. 283; Schmitz, Bildung und Wachsthum der pflanzl. Zellhäute 1880, p. 8 (Sep. a. Sitzgsb. d. niederrhein. Gesellsch.); Strasburger, Bau u. Wachsthum d. Zellhäute 1882, p. 189; Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 31, p. 588; Noll, Exp. Unters. ü. Wachsthum d. Zellmembranen 1887, p. 133; Klebs, l. c. p. 562; Zacharias, Jahrb. f. wiss. Bot. 1889, Bd. 20, p. 113; Flora 1891, p. 469 etc. — Ueber Cuticula I, § 21.

3) Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1893, p. 401.

4) Noll, l. c. p. 132.

5) Kohl, Kalksalze u. Kieselsäure i. d. Pflanze 1889, p. 226.

6) Klebs, Unters. a. d. Botan. Institut z. Tübingen 1888, Bd. II, p. 515; Sokolowa, Wachsthum d. Wurzelhare u. Rhizoiden 1897, p. 67. — Die Ausseneinflüsse wirken der Regel nach durch eine Beeinflussung des Protoplasten.

7) Vgl. dieses Buch Bd. II, p. 6. — Ueber die Wanderungsbahn der Zellhauttheile im Scheitelpunkt vgl. Reinhardt, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 23, p. 543.

Entstehung von Seitensprossungen bei Cladophora, Caulerpa etc.[1]), dass an bestimmten Stellen der ausgewachsenen Wand wiederum Wachsthum hervorgerufen wird.

Wie schon früher (I, § 9, 84) dargethan wurde, werden Bildung und Wachsthum der Zellhaut zunächst durch das Cytoplasma vollbracht, das zu dieser Function aber nur in Wechselwirkung mit dem Zellkern befähigt ist. Mag nun immerhin eine Wechselwirkung auf möglichst geringe Entfernung Vortheile gewähren, so ist doch der Zellkern durchaus nicht immer denjenigen Orten genähert, an welchen ein besonders lebhaftes Hautwachsthum stattfindet, und thatsächlich genügt die Verbindung durch einen sehr dünnen Plasmafaden, um die nöthige Wechselwirkung mit dem Kerne herzustellen[2]). Es muss desshalb dahingestellt bleiben, ob die allerdings häufige Annäherung des Kernes an die wachsthumsthätigen Stellen, wie es Haberlandt[3]) annimmt, speciell auf die Begünstigung des Hautwachsthums berechnet ist, oder eine andere Bedeutung hat. Denn es ist bis dahin nicht entschieden, ob diese Lagerung, sowie auch die Plasmaansammlung, welche sich haufig in der fortwachsenden Spitze von Haaren, Pilzfäden, Pollenschläuchen findet[4]), nur die Folgen der realisirten Wachsthumsthätigkeit oder doch der dieser zu Grunde liegenden Gesammtthätigkeit sind.

Die obigen Erörterungen gelten im Princip für eine jede Zelle im Gewebeverband, in dem allerdings die wechselseitigen Beeinflussungen zu berücksichtigen sind, von welchen wir hier nur die rein mechanischen Wirkungen in Betracht ziehen (vgl. ausserdem II, §§ 35—38). Diese kommen selbstregulatorisch dadurch zu Stande, dass die schneller wachsenden Zellen und Gewebe durch die mit ihnen verketteten Gewebe gehemmt werden und gegen diese demgemäss, ebenso wie gegen einen Gipsverband oder eine beliebige Widerlage, dadurch wirken, dass sie durch das fortdauernde Wachsthum der Wandung die Turgorspannung der Zellhaut vermindern und die so disponibel werdende Turgorenergie gegen die Widerlage lenken (II, p. 35 u. § 35). Dadurch werden also die hemmenden Gewebe in Zugspannung (negative Spannung), die activen Gewebe in Druckspannung (positive Spannung) versetzt (II, Kap. V), und bei genügendem Widerstand an der Ausführung des angestrebten Wachsthums gehindert[5]). Sofern diese Thätigkeit aber ausgeführt wird, wachsen natürlich die mit einander

---

1) Nägeli, Zeitschr. f. wiss. Bot. von Schleiden u. Nägeli 1846, Heft 3—4, p. 82; Noll, l. c. 1887, p. 121; Klebs, l. c. p. 563; Zacharias, Flora 1891, p. 469, 482. — In diesen Schriften ist auch die Durchbrechung der Cuticula behandelt.

2) Townsend, Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, Bd. 30, p. 484; Pfeffer, Sitzungsb. d. Sächs. Ges. d. Wiss. 1896, p. 509. Vgl. Bd. I, p. 44, 482, 593.

3) Haberlandt, Function u. Lage d. Zellkerns 1887, p. 99. Sokolowa, Wachsthum der Wurzelhaare u. Rhizoiden 1897, p. 93. — In den nur an der Spitze wachsenden Wurzelhaaren von Trianea bogotensis liegt der Zellkern z. B. stets in dem eingesenkten Basaltheil des Haares, vgl. Bd. I, p. 50 (H. Miehe, Flora 1901, p. 105).

4) Berthold, Protoplasmamechanik 1886, p. 267; Klebs, l. c. p. 508; Reinhardt, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 23, p. 498. Bei Sokolowa (l. c. p. 87) ist namentlich auch die Richtung der Plasmaströmung beachtet. — Diese Ansammlungen, die bei tropistischen Krümmungen nur secundär auftreten (II, Kap. XIII), finden sich keineswegs bei allen schnellen Wachsthumsvorgängen. Ueber Plasmabewegungen vgl. II, Kap. Plasmaströmung.

5) Vgl. II, Kap. V und § 35. Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1893, p. 380, 426. Ueber Verkürzung der Wachsthumszone im Gipsverband vgl. II, p. 13. Ueber Aufnahme d. Wachsens nach der Beseitigung der Widerlage, Pfeffer, l. c. p. 351 u. II, Kap. V.

verketteten Gewebe gleich schnell, obgleich unter Umständen die Wandungen der positiv gespannten Gewebe fast gar nicht, die der negativ gespannten aber im hohen Maasse mechanisch gedehnt (gespannt) sind (II, p. 35).

Durch die oft sehr hohe Aussenleistung (II, § 35) kann, so gut wie die Zersprengung eines Gipsverbandes, die Zerreissung von Geweben, also eine Dehnung über die Elasticitätsgrenze erzielt werden. In der That kommt solches in dem normalen Gang der Entwickelung häufig vor, hängt aber immer von der Wachsthumsthätigkeit der activen Gewebe ab und unterbleibt demgemäss ebenfalls mit der Entziehung des Sauerstoffs (II, p. 32).

Diese Zerreissung trifft bei der Zersprengung der Rinde, ebenso bei dem Hervorbrechen endogen entstandener Organe nicht nur todte, sondern auch lebendige Zellen. Dasselbe ist der Fall bei dem Hohlwerden des Stengels etc. der Umbelliferen, Gramineen u. s. w., bei welchen durch das tangentiale Wachsthum die Zerreissung des Marks bewirkt wird[1]), diese Zerreissung unterbleibt also, wenn die Vergrösserung des Durchmessers durch einen Gipsverband unmöglich gemacht ist[2]). Ferner sei erinnert an die nicht seltene Zerreissung der Spiraltracheiden (Primanen) während des Längenwachsthums des Stengels etc. Diese Zerreissung tritt oft erst ein, nachdem zuvor die Wandung eine gewisse Zeit selbstthätig und dann, nach dem Absterben der Zelle, durch passive Dehnung verlängert worden war[3]). Ein solches Verhältniss kommt übrigens häufiger vor und wahrscheinlich wird öfters (z. B. im Collenchym II, Kap. IV und V) durch die von aussen wirkende Zugspannung eine plastische Dehnung in den Wandungen lebender Gewebe erzielt. Alles dieses gilt ebenso für den Fall, dass in der einzelnen Zelle die Membranschichten ungleich wachsen und dadurch in Spannung gerathen. Auch wurde schon auf die Zersprengung und das Abblättern der Cuticula bei dem Wachsthum (ebenso bei der Entstehung von Seitensprossungen) hingewiesen (II, p. 37).

Diese und andere Erfahrungen sprechen aber keineswegs dagegen, dass die von den Protoplasten ausgehenden, das (plastische oder active) Wachsthum vermittelnden Wirkungen nicht bis in die äusseren Membranschichten oder auch bis in die anstossende Wandung einer todten Zelle reichen. Letzteres mag in der That u. a. bei der Streckung der schon abgestorbenen Spiraltracheiden vorkommen (vgl. Nathansohn, l. c.) und ist sehr wohl zu verstehen, da einmal durch Enzyme auf todte Wandungen gewirkt wird und da zudem nicht einzusehen ist, warum der Einfluss, der sich doch bis in die äussersten Wandschichten und bis zur Mittellamelle erstreckt, nicht auch bis in die continuirlich anschliessende Membran der Nachbarzelle reichen soll.

§ 10. Wachsthum der Stärkekörner.

Die Stärkekörner, diese durch Vermittlung eines Chromatophors entstehenden und wachsenden Gebilde (I, § 53, 55), vermögen bekanntlich als quellungsfähige

1) Vgl. de Bary, Anatomie 1877, p. 209, 548; Harting, Linnaea 1847, Bd. 19, p. 553.

2) F. Newcombe, Annals of Bot. 1894, Bd. 8, p. 403; Bot. Gazette 1894, Bd. 19, p. 149.

3) A. Nathansohn, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 671. Die ältere Lit. ist hier citirt.

Körper gelöste Substanzen aufzunehmen und einzulagern. Demgemäss ist zwar Intussusception möglich, jedoch ist nach den Untersuchungen von A. Schimper[1]) und A. Meyer[2]) anzunehmen, dass die Stärkekörner im allgemeinen durch Apposition wachsen. Ob ausserdem eine Vergrösserung durch Intussusceptionswachsthum vorkommt, muss dahin gestellt bleiben, denn durch die von Nägeli[3]) angeführten Argumente wird ein solches Wachsthum nicht sicher erwiesen.

Nach A. Meyer[4]) wächst das Stärkekorn im wesentlichen wie ein Sphärokrystall, und mit einem solchen darf man in der That, wie früher (I, p. 68) hervorgehoben wurde, das Stärkekorn vergleichen, gleichviel ob man die krystallinischen und anisotropen Bausteinchen als Micellen oder als Kryställchen (Trichiten) bezeichnen will. Während dieses appositionellen Wachsens bilden sich der Hauptsache nach die bekannten Schichtungen und Structurverhältnisse aus, die aber fernerhin durch lösende und andere Wirkungen im Innern der Substanz in gewissen Grenzen modificirt werden können. Jedenfalls ist zuzugeben, dass mannigfache Umwandlungen ebenso gut im Stärkekorn wie in der Zellwand möglich sind. Mit Rücksicht auf die mögliche Mannigfaltigkeit mag es auch dahin gestellt bleiben ob, wie es A. Meyer annimmt, die wasserreichen Schichten im Innern nur durch Auslaugen oder auch auf andere Weise entstehen und in wie weit etwa nachträglich dichtere Schichten gebildet und differencirt werden. Diese und andere allmähliche Umwandlungen sind damit vereinbar, dass die Stärke (ebenso die Reservecellulose) zum Zwecke des Mobilisirens partiell oder total gelöst wird, dass demgemäss jederzeit ein Lösen oder Wiederbilden der Stärke veranlasst werden kann[5]). Bei einem solchen Lösen ist neben dem Abschmelzen auch ein Auslaugen zu erkennen, das bei der Darstellung der bekannten Stärkeskelette in ausgedehnter Weise stattfindet. Uebrigens ist auch bei typischen Sphärokrystallen nicht selten ein eigenthümliches Fortschreiten des Auflösens zu beobachten[6]). Ferner wird durch den Wechsel der Bedingungen während des Wachsthums eines Sphärokrystalles bewirkt, dass sich in diesem eine concentrische Schichtung ausbildet[7]).

Das Wachsen und Gestalten des Stärkekorns hängt immer von verschiedenen Factoren ab, unter denen die besondere Thätigkeit des Chromatophors, die Lage des Stärkekorns in diesem und alle die Umstände eine Rolle spielen, die diese

---

1) A. Schimper, Bot. Zeitung 1881, p. 185.

2) A. Meyer, Unters. über d. Stärkekörner 1895.

3) Nägeli, Die Stärkekörner 1858, p. 213. Vgl. II, p. 33. In der I. Aufl. dieses Buches (Bd. II, § 14), sowie bei A. Meyer (l. c. p. 138) ist der von Nägeli verfolgte Gedankengang zu finden. Vgl. auch Nägeli, Bot. Zeitung 1881, p. 633.

4) Vgl. übrigens Bütschli, Unters. über Structuren 1898, p. 300.

5) Ueber Lösung und Wiederbildung, sowie über die regulatorische Lenkung dieser Processe vgl. Bd. I, p. 294, 307, 472, 508, 513, 519. Ueber Art und Weise der Lösung u. s. w. A. Meyer, l. c. p. 228. — Salter, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 164.

6) A. Hansen, Arbeit d. Botan. Instituts in Würzburg 1884, Bd. 3, p. 110.

7) A. Meyer, l. c. p. 100; Bot. Ztg. 1896, p. 328; O. Lehmann, Molecularphysik 1888, Bd. I, p. 354. — Ueber die sog. künstlichen Stärkekörner vgl. Bütschli, Ueber die Herstellung von künstl. Stärkekörnern 1896, Unters. über Structuren 1898, p. 239; A. Rodewald u. A. Kattein, Ztsch. f. physikal. Chem. 1900, Bd. 33, p. 579.

und andere Verhältnisse in irgend einer Weise beeinflussen (Meyer, l. c. p. 172 ff.). Desshalb fallen schon die Stärkekörner in derselben Zelle nicht ganz gleichartig aus und können in ungleichwerthigen Zellen derselben Pflanze eine sehr verschiedene Form annehmen, wie das z. B. in den Milchzellen einer Euphorbia im Vergleich zu anderen Zellen derselben Pflanze der Fall ist. Allgemein wachsen aber die Stärkekörner nur soweit, als sie in dem stärkebildenden Organe, dem Chromatophor eingeschlossen sind. Da wo dieses einseitig ansitzt, pflegt demgemäss ein einseitig gefördertes Wachsen und damit eine excentrische Schichtung zu Stande zu kommen[1]). Aber nicht nur durch die Ausdehnung und die Verschiebung der Masse des Chromatophors wirkt das sich vergrössernde Stärkekorn wiederum regulirend, denn so gut wie bei einem Krystall muss auch das Bestehende seinen Einfluss auf die Gestaltung des ferneren Zuwachses ausüben.

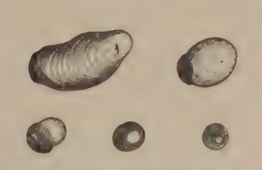


Fig. 10. Aus dem Stengel von Pellionia Daveauana. Das entstehende Stärkekorn ist dem Chlorophyllkorn eingebettet, das fernerhin an dem excentrisch wachsenden Stärkekorn eine Kappenschicht bildet.

Dass und warum die von Nägeli angeführten Argumente das Wachsthum durch Intussusception nicht unbedingt fordern und theilweise von unzutreffenden Thatsachen ausgehen, ist bei A. Meyer (l. c. p. 138, 154) nachzusehen. Die Beobachtungen dieses und anderer Forscher schliessen indess eine gewisse Intussusception nicht aus, die sogar bei einem typischen Sphärokrystall und auch dann möglich ist, wenn durch die Einlagerung eine erhebliche Volumvergrösserung des Ganzen nicht bewirkt wird. Da nach Schimper und A. Meyer (l. c. p. 187) die componirten Körner nur durch die Vereinigung, also nicht durch eine innere Differencirung und Fortbildung entstehen, wie es Nägeli annahm, so ist allen Discussionen Nägeli's, die eine solche innere Ausbildung voraussetzen, der Boden geraubt. Nach A. Meyer (l. c. p. 147 ff.) sollen im Innern des Stärkekornes nachträglich nur substanzärmere und wasserreichere Schichten entstehen, während Schimper (l. c.) auch die Differencirung von wasserärmeren Schichten annimmt. Aus solchen und anderen Differencirungen, auch wenn sie mit Intussusception verknüpft sein sollten, folgt aber noch nicht, dass, wie Nägeli glaubt, die Volumvergrösserung des Stärkekornes durch ein Intussusceptionswachsthum bewirkt wird. Das würde mit Rücksicht auf die nachträglichen Aenderungen auch dann nicht ohne weiteres erwiesen sein, wenn die äusserste Schicht des wachsenden Stärkekorns stets aus dichterer Substanz besteht. Diese Voraussetzung Nägeli's ist indess in Wirklichkeit nicht zutreffend (Meyer, l. c. p. 155, 245). Interne Spannungen und damit alle Vorgänge, die diese Spannungen zur Voraussetzung haben, können auch bei dem Appositionswachsthum durch nachträgliche innere Veränderungen und Umlagerungen erzeugt werden. Aus der supponirten Molecularstructur, die selbst nur eine hypothetische Abstraction ist, kann natürlich kein Beweis für die Art des Wachsens abgeleitet werden. Dass aber die Auseinandersetzungen Nägeli's über das vermeintliche Intussusceptionswachsthum der Stärkekörner von hoher Bedeutung sind, wurde schon II, p. 33 hervorgehoben.

Bei der Bildung und dem Wachsthum der Stärkekörner ist indess, wie schon in § 7 ausgesprochen wurde, die vitale Thätigkeit unmittelbarer betheiligt, als etwa bei dem Auskrystallisiren von Proteinstoffen oder von Calciumoxalat. Gelingt

1) A. Meyer, l. c. p. 167; Rothert, Bericht d. botan. Gesellschaft 1897, p. 236; Salter, l. c. Vgl. auch dieses Buch Bd. I, p. 294, 472.

es aber z. B. aufzuklären, warum die Krystalle von Calciumoxalat u. s. w. in einer Zelle eine bestimmte Gestaltung annehmen (I, § 86), so ist damit eine Handhabe gewonnen, um umgekehrt auf die Verhältnisse und Bedingungen zu schliessen, die während des Bildungsprocesses in der Zelle bestanden. Dabei ist zu beachten, dass ohne eine Veranlassung zur Ausscheidung sich eine übersättigte Lösung erhält (II, § 7). Sofern aber durch die Berührung mit einer geeigneten festen Substanz das Auskrystallisiren erfolgt, geht dieses von dem Contactpunkte aus und es erscheint desshalb möglich, dass ein Tröpfchen einer übersättigten Lösung in centripetaler Richtung zu einem Sphärokrystall wird[1], der fernerhin durch Apposition weiterwächst (A. Meyer, l. c. p. 192). Uebrigens treten häufig Tröpfchen auf, die für sich oder unter Zusammenfliessen zu Kryställchen werden[2].

Kapitel III.

Wachsthum und Zellvermehrung.

§ 11. Allgemeines.

Die ansehnlichen einzelligen Pflanzen (Vaucheria, Caulerpa, Mucor etc. vgl. I, § 10) lehren, dass die Zelltheilung keine generelle Bedingung für das Fortschreiten des Wachsens ist. Das Wachsthum ist aber unerlässlich, um den Raum für den weiteren Ausbau, somit auch für die Zelltheilung zu schaffen. Das Unterbleiben dieser letzteren würde also in Folge der wechselseitigen Verkettung aller Functionen (II, § 7) einen Stillstand des Wachsthums in denjenigen Pflanzen zur Folge haben, die bei ihrem Aufbau auf Zelltheilungen angewiesen sind.

Diesen Beziehungen entsprechend unterbleibt bei der Hemmung des Wachsthums auch die Zelltheilung. Diese tritt aber da, wo sie üblich ist, immer wieder ein, nachdem die Zelle auf eine gewisse Grösse herangewachsen ist, also nachdem Hand in Hand mit dieser Vergrösserung in selbstregulatorischer Weise die Bedingungen für die Einleitung und die Ausführung der Zelltheilung geschaffen sind. Dieses Ziel wird bei einer specifisch verschiedenen »Theilungsgrösse« der Zelle erreicht. Denn die Zellen eines Bacteriums theilen sich bei einer winzigen Grösse, auf welche die Zellen der meisten übrigen Pflanzen nicht herabzugehen vermögen. Auch dann, wenn man das angestrebte Wachsthum durch mechanischen Widerstand unmöglich macht, bewahren z. B. die Zellen (ebenso Zellkern, Chromatophoren) der Vegetationspuncte und des Cambiums der Blüthenpflanzen annährend die übliche Grösse[3], die sie auch

1) Hansen, l. c. p. 120; Meyer, l. c. p. 151. Vgl. übrigens Bütschli, Unters. über Structuren 1898, p. 204, 300 etc.

2) Vgl. Ostwald, Lehrb. d. allgem. Chemie II. Aufl. 1891, Bd. I, p. 1041; Bütschli, l. c.

3) Newcombe, Botanical Gazette 1894, Bd. 19, p. 232; Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1893, p. 358, 385; Krabbe, Wachsthum des Verdickungsringes 1884, p. 359.

während des Wachsthums, in Folge der sich einstellenden Theilung, nur wenig überschreiten. Analog verhalten sich z. B. die embryonalen Zellen einer Spirogyra, die Scheitelzelle von Sphacelaria, Callithamnion, die erheblich grösser sind, als die Zellen des Urmeristems der Blüthenpflanzen.

Während sich die Grösse der embryonalen Zellen im allgemeinen in ziemlich engen Grenzen bewegt, ist dieses nicht mehr der Fall, wenn die Zellen verschiedenen Zielen und Zwecken dienstbar gemacht und dieserhalb in ihren Eigenschaften modificirt werden. Als eine Folge hiervon wird zur Bildung der Sporangien und Sporen bei Mucor, Saprolegnia etc., ebenso z. B. in dem somatischen Segmente von Sphacelaria[1]) die Theilungsgrösse herabgedrückt. Sehr gewöhnlich werden aber bei der Gewebedifferencirung der Somatophyten die Zellen gegenüber dem Urmeristem vergrössert, indem bei der Ausgestaltung und dem Streckungswachsthum die Zelltheilungen spärlicher auftreten oder auch ganz sistirt werden (II, § 2 u. 3). In den Milchzellen von Euphorbia wird sogar die Stimmung dahin modificirt, dass, analog wie in Vaucheria, Mucor etc. keine Zelltheilung stattfindet, obgleich das Wachsthum fortschreitet und die Plasmamasse sowie die Zellkerne vermehrt werden. Dieses wird ebenso in Vaucheria, Mucor durch das entsprechende selbstregulatorische Walten erreicht. Denn dass auch diese Organismen zu Zelltheilungen befähigt sind, das lehrt die schon erwähnte Bildung von Sporangien und Sporen und ebenso die Thatsache, dass Mucor[2]) unter bestimmten Bedingungen in Hefeform wächst und nun eine geringe Theilungsgrösse einhält.

In dem zuletzt genannten Falle ist also die Verschiebung der Theilungsthätigkeit durch die äusseren Bedingungen veranlasst, die aber immer nur dadurch physiologische Erfolge erzielen, dass sie die Eigenthätigkeit, oder was dasselbe sagt, das selbstregulatorische Walten, in andere Bahnen lenken (II, § 1 u. 20). Eine solche Wirkung liegt ebenfalls vor, wenn in Saprolegnia, Vaucheria durch die Aussenbedingungen die Bildung von Sporangien und damit die Zelltheilung veranlasst oder verhindert wird. Ueberhaupt ergiebt sich aus zahlreichen Erfahrungen (bei Etiolement, Reizkrümmungen u. s. w.), dass die äusseren Verhältnisse nicht nur die Gestaltung der Pflanze, sondern auch die Grösse der Zellen beeinflussen. Diese Beeinflussung betrifft nicht nur die somatischen, sondern auch die embryonalen Zellen, wie z. B. die je nach den Culturbedingungen veränderliche Grösse eines Bacteriums und der Zelle einer Spirogyra[3]) lehren. Auch werden wir noch erfahren, dass durch die äusseren Bedingungen die Zelltheilung, bei Fortdauer der Kerntheilung, selbst da eliminirt werden kann, wo beide Processe normal zusammenfallen. Alle diese Beziehungen rechtfertigen die Auffassung, die wir an anderer Stelle (I, § 10) im Bezug auf den Zusammenhang von einkernigen und vielkernigen, resp. einzelligen und vielzelligen Pflanzen vertraten.

---

1) Abbildungen in Jahrb. f. wiss. Bot. 1865—66, Bd. 4, Taf. 34.

2) Klebs, Bedingungen d. Fortpflanzung bei Algen u. Pilzen 1896, p. 524. Die ältere Lit. ist hier citirt. Vgl. II, § 32. — Bei Vaucheria kann man durch Trennung der Protoplasten in Theilstücke eine Vielzellbildung verursachen.

3) W. Migula, Ueber d. Einfluss stark verdünnter Säurelösung auf Algenzellen 1888, p. 17. Vgl. auch Klebs, Arbeit d. Bot. Instituts in Tübingen 1888, Bd. 2, p. 537.

Die einzelligen Pflanzen lehren, dass Zellen (mit einem embryonalen Protoplasten) bei einem grössten Durchmesser zwischen ca. 0,001 mm (Bacterien) und 300 mm (Caulerpa) existenzfähig sind. Somit ist es als eine specifische, aber durchaus zweckentsprechende Anpassung anzusehen, dass bei der Mehrzahl der Pflanzen die embryonalen und auch die übrigen Zellen zumeist eine geringe Grösse erreichen. Die isodiametrischen Zellen des Urmeristems haben gewöhnlich einen Durchmesser von 0,005—0,024 mm und diese Dimensionen werden in den Cambiumzellen nur in Bezug auf die Längsachse übertroffen[1]). In den Dauergeweben bewegt sich der Durchmesser zumeist zwischen 0,02 und 0,09 mm, während allerdings gewisse Zellen (Bastfasern, Milchzellen) eine sehr ansehnliche Länge erreichen. Dass die geringe Grösse der Bausteine mit Rücksicht auf die höhere Organisation und Arbeitstheilung, auf die ganze Architektonik, auf die mechanischen Aufgaben etc. von hoher Bedeutung ist, wurde schon an anderer Stelle angedeutet (I, § 6, 10; II, Kap. IV). Auch ist es ganz zweckentsprechend, dass zu dem Aufbau der grossen und kleinen Organe einer Pflanze Zellen von ähnlicher Dimension verwandt werden. Man kann sich übrigens leicht ausmalen, dass bei einer Vergrösserung aller Zellen um das 100- oder 1000fache ein Baum oder eine Krautpflanze nicht, oder doch nur bei weitgehender Veränderung der Organisation existenzfähig sein würde (vgl. Sachs, l. c.).

Andererseits kann die Grösse eines Protoplasten nicht unter ein gewisses Maass sinken, wenn man auch dahin gestellt lassen muss, ob die theoretisch mögliche Minimalgrösse (vgl. I, § 7) normal vorkommt. Um die Zelle einer höheren Pflanze auf die winzige Grösse eines Bacteriums zu bringen, musste natürlich auch der Zellkern eine entsprechende Reduction erfahren. Mit der immerhin erheblichen, aber doch geringeren Schwankung der Kerngrösse[2]) hängt es zusammen, dass der Kern in den kleineren embryonalen Zellen einen verhältnissmässig ansehnlichen Raum beansprucht[3]).

§ 12. Beziehungen zwischen Kern- und Zelltheilung.

Solange uns nicht eine tiefere physiologische Einsicht in diese Processe zur Verfügung steht (vgl. I, Kap. II; II, § 39), können wir nicht ein causales Verständniss der verschiedenen Vorgänge erwarten, durch welche die Wachsthumsthätigkeit und

---

1) Sachs, Flora 1893, p. 49; E. Amelung ebenda, p. 176; Strasburger, Histologische Beiträge 1893, Heft 5, p. 117. — Ein grosser Lindenbaum ist nach Nägeli (Theorie d. Abstammungslehre 1884) aus ca. 2000 Billionen Zellen zusammengesetzt. Ueber das Volumen der Bacterien vgl. I, § 5.

2) Ueber Grösse und Grössenänderung des Zellkernes siehe Fr. Schwarz, Cohn's Beiträge 1892, Bd. 5, p. 80; Zacharias, Flora 1895, Ergänzungsband, p. 217; Strasburger 1893, l. c. p. 117. Vgl. auch Bd. I, § 9.

3) Diese Gestaltungen sind die Folgen einer bestimmten Determination und demgemäss sind auch die damit verknüpfte Vergrösserung der Vacuolen sowie die Reduction des Plasmas auf eine Wandschicht nicht die primären Ursachen des Unterbleibens der Theilung. Jedoch ergiebt sich aus der betonten wechselseitigen Verkettung von selbst, dass die Plasmamasse auch einen Factor abgiebt oder abgeben kann und dass somit eine einseitige Anhäufung der Cystoplasmamasse oder des Zellkernes resp. der Zellkerne unter Umständen die nächste Veranlassung zu einer inäqualen Theilung geben kann. Vgl. hierzu O. Hertwig, Zelle u. Gewebe 1895, p. 180; Driesch, Ergebn. d. Anatom. u. Entwickelungsgesch. von Merkel u. Bonnet 1898, Bd. 8, p. 749, ferner Mottier, Annals of Bot. 1899, Bd. 13, p. 358, der die einseitige Anhäufung durch Centrifugalkraft erzielte. Vgl. dieses Buch II, Kap. XV.

in Verbindung mit dieser die Zell- und Kerntheilung u. s. w. dirigirt und vollbracht werden. Wir müssen uns desshalb mit dem Hinweis auf einige allgemeine Beziehungen und Verhältnisse begnügen, da es nicht unsere Aufgabe sein kann, den Erfolg des Schaffens und Waltens zu schildern, der in den sichtbaren Bewegungen und Gestaltungen zum Ausdruck kommt[1]).

Aus den controlirbaren Erfolgen, sowie aus dem schon in § 11 Mitgetheilten ergeben sich ohne weiteres die allgemeinen Beziehungen zwischen Zell- und Kerntheilung. Beide stehen insofern in einem ähnlichen Verhältniss wie Wachsthum und Theilung, als sie sich ebenfalls in inniger Verkettung, aber auch zeitlich und räumlich getrennt abwickeln können. Diese Separation, die wir z. B. bei Cladophora[2]) treffen, wird in gewissen Pflanzen, in denen beide Processe normalerweise zusammenfallen, durch äussere Einflüsse oder auch in bestimmten Zellen (so in Milchzellen II, p. 43) durch das selbstregulatorische Walten herbeigeführt.

Diese Beziehungen sind vollständig verständlich, sobald man beachtet, dass, wie in Bd. I, § 9 allgemein betont wurde, die Gesammtthätigkeit des Protoplasten, dieses Elementarorganismus, sich aus dem Zusammenwirken der Organe und der Partialfunctionen ergiebt, die zwar in letzter Instanz von einander abhängig sind, die sich aber in gewissen Grenzen selbstthätig und unabhängig vollziehen können und demgemäss im Dienste des Organismus eine verschiedene Verwendung und Combination gestatten. So ist es auch zu verstehen, dass die Theilung des Kerns in gewissen Fällen selbstthätig, in anderen Fällen aber anscheinend unter mechanischer Mithilfe des Cytoplasmas ausgeführt wird[3]), wodurch aber nicht ausgeschlossen ist, dass derselbe Kern befähigt ist, unter Umständen eine selbstthätige Theilung zu vollbringen.

Da nun bei Cladophora etc., jedoch z. B. auch bei Spirogyra die eigentliche Theilung (Trennung) des Protoplasten in dem Cytoplasma ausgeführt wird, so wird vermuthlich zunächst dem Cytoplasma die Arbeit des Theilens auch in denjenigen Fällen zufallen, in welchen die Zelltheilung zwischen den sich theilenden Kernen (im Phragmoplast) vor sich geht. Diese Theilung vollzieht sich bei den Gymnoplasten ohne Bildung einer Membran (oder Zellplatte[4]), deren Formation also wiederum eine Partialfunction vorstellt, die bei dem Dermatoplasten, also bei der Mehrzahl der Pflanzen in Verbindung mit der Theilung des Protoplasten oder in unmittelbarem Anschluss an diese vollbracht wird. Uebrigens lässt sich durch künstliche Zertheilung des Protoplasten von Vaucheria und anderen Pflanzen bewirken, dass nunmehr sowohl an der freien Aussenfläche, als auch an der

---

1) Näheres bei: Zimmermann, Morphol. u. Physiol. des pflanzlichen Zellkerns 1896; O. Hertwig, Zellen u. Gewebe 1893; Y. Delage, La structure d. protoplasma et l'hérédité 1895. Ferner Strasburger, Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, Bd. 30, p. 155 u. 1898, Bd. 31, p. 511. Histologische Beiträge 1900, Heft 6 u. in der an diesen Stellen citirten Lit. — Ueber Zellhautbildung vgl. auch dieses Buch II, § 11. Aus II, Kap. XV ist ebenfalls zu ersehen, dass keine der Speculationen über die Theilungsmechanik u. die anschliessenden Fragen real begründet ist.

2) Vgl. z. B. Strasburger, Histol. Beiträge 1893, Heft 5, p. 108.

3) Vgl. R. Hertwig, Abhdlg. d. Münchner Akad. 1898, Bd. 19, p. 698.

4) In Bezug auf animalische Zellen vgl. ausser den genannten Schriften R. W. Hoffmann, Bot. Ztg. 1898, Ref. p. 214.

Contactfläche zweier Theilstücke Zellhaut formirt wird[1]. Da aber die Neubildung der Zellhaut um einen Protoplasten nicht immer in derselben Weise ausgeführt wird (II, § 11), so ist es möglich, dass auch die bei der Zelltheilung einzuschaltende Scheidewand in verschiedener Weise formirt wird.

Durch äussere Einflüsse wird es ohne Frage noch vielfach gelingen, das Zusammenfallen der oben genannten Functionen aufzuheben. So wird nach Demoor[2] durch weitgehende Entziehung des Sauerstoffs, durch niedere Temperatur, durch Chloroform, Ammoniak bewirkt, dass die Zelltheilung und die Bildung der Zellplatte unterbleiben, während die Kerntheilung ausgeführt wird. Ein ähnlicher Erfolg wurde bei niedriger Temperatur von de Wildemann[3] bei Desmidiaceen, von Gerassimoff[4] bei Spirogyra, von Klebahn[5] in dem durch einen Pilz (Lagenidium) befallenen Faden eines Oedogoniums beobachtet. Ueberraschen kann es auch nicht, dass in den Versuchen Gerassimoff's in der abgekühlten Spirogyra wohl eine Zelltheilung, aber keine Kerntheilung eintrat.

Vermögen wir auch nicht den Complex der physiologischen Factoren zu präcisiren, durch welchen die Theilungsbewegungen im Protoplasten und in seinen Organen veranlasst und ausgeführt werden, so ist doch soviel gewiss, dass diese Theilungen nicht wie bei der Einschnürung und Zerfällung eines freien Flüssigkeitsfadens, die einfache und nothwendige Folge der physikalischen Oberflächenspannung sind[6]. Denn zur Formation und Spaltung der trennenden Hautschicht, zur Erzielung der Theilungsbewegungen im Protoplasten, Zellkern etc. bedarf es offenbar physiologischer Directionen und Operationen. Zudem gehen diese Theilungen auch in kugeligen Zellen und Zellkernen vor sich, unterbleiben aber in den dünnsten und längsten Zellen (Milchzellen, Vaucheria etc.), da unter den obwaltenden Umständen (vollständige Erfüllung des Raumes und Anpressung des Protoplasten an die Wandung durch den Turgordruck) die Bedingungen für den besagten physikalischen Zerfall gar nicht geboten sind, der aber naturgemäss nach der Abhebung des Protoplasten durch Plasmolyse mehr und minder zur Geltung kommt.

---

1) Vgl. Bd. I, p. 482; Townsend, Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, Bd. 30, p. 484.

2) J. Demoor, L'étude d. l. physiol. d. l. cellule 1894, p. 30 (Sep. a. Archiv d. Biologie Bd. 13). Die Versuche von Demoor, nach denen der Kern sich ganz selbständig, auch noch nach dem Tode des Cytoplasmas und ohne Sauerstoff theilen soll, sind nicht einwandsfrei. Jedoch sind die Versuche von Samassa (Ueber d. Einwirkung von Gasen auf d. Plasmaströmung etc. 1898, p. 6) für die Entscheidung der hier obwaltenden Fragen nicht ausreichend.

3) De Wildemann, cit. bei Demoor, l. c. p. 82.

4) Gerassimoff, Ueber kernlose Zellen der Conjugaten 1892 (Sep. a. Bullet. d. l. soc. d. Natural. d. Moscou); Ueber ein Verfahren kernlose Zellen zu erhalten 1896 ibid.

5) Klebahn, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, p. 24, p. 263. — Einige weitere Angaben bei Hertwig, l. c., Zimmermann, l. c.

6) Vgl. Berthold, Protoplasmamechanik 1886, p. 87. — Auch bei den langgestreckten Chlorophyllbändern von Spirogyra tritt keine Zerfällung ein. Vgl. Berthold, l. c. p. 170. — Es ist auch noch unbekannt, aus welchen Gründen in einem Plasmodium von Myxomyceten, mit der Hemmung der amöboiden Bewegung durch Einbetten in Gelatine, sich Separationen vollziehen, die an die Vielzellbildung in dem Sporangium von Saprolegnia erinnern. Vgl. Pfeffer, Zur Kenntniss d. Plasmahaut u. d. Vacuolen 1890, p. 277 Anmerk.; Demoor, l. c. p. 244.

Denn auch an und in dem Protoplasten herrschen die rein physikalischen Gesetze, jedoch ist zu bedenken, dass im Vergleich zu einer vollkommenen, homogenen Flüssigkeit weitgehende Abweichungen möglich sind, weil der Protoplast durch die physiologische Thätigkeit Potentialdifferenzen (der Oberflächenspannung etc.) schaffen und erhalten und ferner die Cohäsion seiner Theile selbstthätig erhöhen kann (vgl. II, Kap. XV). Wenn nun thatsächlich die Anordnung der Theilungsflächen (und der Wandungen) im allgemeinen den Gleichgewichtsfiguren in den flüssigen Lamellen eines Seifenschaumes entspricht, so ist zu bedenken, dass die mechanische Richtwirkung der Oberflächenspannung erst nach der Realisirung der Theilung in Betracht kommt und dass es fraglich bleibt, ob etwa die Spannungsverhältnisse einen dirigirenden Einfluss auf die zur Wandbildung führende physiologische Thätigkeit ausüben. Denn aus dem Erfolg kann man keinen bestimmten Schluss ziehen, da in vielen Fällen der Organismus durch seine physiologische Thätigkeit Gestaltungen und Gruppirungen schafft, die auch in rein physikalischer Hinsicht naturgemäss und zweckmässig sind (I, § 2).

Die Aehnlichkeit in der Anordnung der Lamellen in einem Seifenschaum und in einem Theilungsgewebe wurde zuerst von Berthold[1]) hervorgehoben. Dementsprechend finden wir bei der zumeist üblichen Zweitheilung rechtwinklige Schneidung der Wandungen, die aber nicht, wie Sachs[2]) annahm, ein allgemeines Gesetz ist und z. B., den Gleichgewichtsfiguren entsprechend, bei der simultanen Vielzellbildung in den Sporangien von Saprolegnia etc. nicht zu Stande kommt. Wie zu erwarten ist, giebt es ausserdem in Folge der physiologischen Lenkung mannigfache Abweichungen. So kommt es vor, dass in der Zweitheilung die Trennungsfläche schon bei der Entstehung schiefwinklig gegen die Wandung einer cylindrischen Zelle gerichtet ist[3]). Ferner entspricht die Längstheilung der langgestreckten Cambiumzelle nicht dem Princip der kleinsten Fläche (vgl. Berthold l. c.). Auch ist es schon als eine Folge der Verschiebung der Theilungsgrösse (II, § 11) verständlich, dass nicht immer, wie es Hofmeister[4]) annahm, die neuauftretende Scheidewand senkrecht auf der Richtung des vorausgegangenen stärksten Wachsthums steht. Dieses Verhältniss wird allerdings bei der Zweitheilung im allgemeinen dann eingehalten, wenn die Theilungsgrösse constant ist, also allein die Vergrösserung regulirend wirkt (II, § 11). Dem entspricht z. B. die Anordnung der Wandungen in dem Faden einer Spirogyra, aber ebenso in vielen Zellen, deren Wachsthum und Theilung nach 2 oder 3 Dimensionen gerichtet sind. In diesen Objecten wird demgemäss, wie es die Erfahrung

1) Berthold, Protoplasmamechanik 1886, p. 220; Errera, Ber. d. bot. Ges. 1886, p. 441, Bot. Centralbl. 1888, Bd. 34, p. 395; E. de Wildemann, L'attache d. cloisons cellulaires 1893. In diesen Arbeiten sind auch die physikalischen Grundlagen behandelt. — Vgl. ferner z. B. Zimmermann, Beitr. z. Morph. u. Physiol. 1893, Bd. 1, p. 159.

2) Sachs, Arbeit. d. Bot. Inst. z. Würzburg 1879, Bd. 2, p. 46; Flora 1892, p. 63; 1894, p. 221.

3) Vgl. de Wildemann, l. c. p. 5, 19, 28, 73. Weitere Lit. ist hier citirt. Siehe auch Berthold, l. c. p. 244.

4) Hofmeister, Jahrb. f. wiss. Bot. 1862, Bd. 3, p. 272; Pflanzenzelle 1867, p. 129. Beachtenswerth ist, dass Hofmeister an eine real bestehende Beziehung zwischen Wachsthum und Zelltheilung anknüpft und nachdrücklich betont, dass die Zelltheilung die Folge, aber nicht die Ursache des Wachsens ist. Sachs hat die rechtwinklige Schneidung als Princip aufgestellt, ohne eine causale Erklärung zu versuchen.

bestätigt[1]), ein Verhältniss wie in dem Faden von Spirogyra hergestellt, wenn man durch mechanischen Widerstand dafür sorgt, dass das Wachsthum nur in einer Richtung ausgeführt werden kann.

Diese Beziehungen sind unabhängig davon, ob sich Kern- und Zelltheilung vereint oder getrennt abspielen. Doch ist auch die Kerntheilung von der Schaffung des verfügbaren Raumes abhängig und wird also in ihrer Richtung in analogem Sinne durch die Wachsthumsthätigkeit dirigirt, wie die Zelltheilung. Dem entsprechen, soweit man es nach der Natur der Verhältnisse erwarten kann, z. B. die Erfahrungen an Spirogyra und die Erfolge bei künstlicher Einschränkung der Wachsthumsthätigkeit auf eine Richtung. Als Kny (l. c. p. 387) die Sporen von Equisetum keimen liess, während sie zwischen zwei Glasplatten comprimirt waren, stellte sich demgemäss die Achse der Kerntheilung parallel, die Zellwand also senkrecht gegen die Glasplatte und die Wachsthumsrichtung. Dieses geschah auch dann, als die eine Glasplatte einseitig beleuchtet wurde, weil die mechanische Hinderung die Ausführung der in Folge des Lichtreizes angestrebten Thätigkeit nicht zuliess, die dahin zielt, Wachsthumsrichtung und Achse der Kerntheilung parallel zu den Lichtstrahlen zu orientiren[2]. Uebrigens versteht es sich nach dem Gesagten von selbst, dass durch die Lage und die Theilungsrichtung des Kernes auch die Lage und die Richtung der Zelltheilung bestimmt werden kann.

Jedenfalls kennzeichnet eine Veränderung in dem wahrnehmbaren Geschehen immer einen Wechsel in den inneren Constellationen. Ein solcher Wechsel wird demgemäss ebensowohl durch die regulatorische Lenkung der Theilungsthätigkeit und Theilungsgrösse angezeigt, als auch z. B. durch eine Metamorphose der Chromatophoren oder durch eine Variation in der Gestaltung oder in der Theilungsmanier des Kernes. Solche Veränderungen im Verlaufe der Entwickelung (oder in bestimmten Zellen) sind mehrfach bekannt (Amitose, Reduction der Chromosomen, Riesenkerne etc.), und bei weiteren Studien wird sich mehr und mehr herausstellen, dass ebenso wie die formative Gestaltung des Ganzen auch die Gestaltung des Kernes und der Kerntheilung durch äussere Bedingungen mehr oder minder beeinflusst wird. Ein Beispiel einer auffallenden Reactionsfähigkeit bietet die Erfahrung, dass Spirogyra je nach den Aussenbedingungen eine mitotische oder eine amitotische Kerntheilung ausführt.

Nach den von A. Nathansohn[3]) im Leipziger Institut angestellten Untersuchungen führen Spirogyra orbicularis und einige andere Arten in 0,5proc. Aetherwasser nur amitotische Kerntheilung aus. Da aber in ätherfreiem Wasser die Karyokinese zurückkehrt, so handelt es sich, wie z. B. auch bei der Bildung der Hefeform von Mucor, um eine Reaction, die unter bestimmten Bedingungen eintritt und erhalten wird, ohne dass der Character der Art durch die anders gerichtete

---

1) Kny, Ber. d. Bot. Ges. 1896, p. 378. Vgl. auch Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistungen 1893, p. 358. — Ueber Experimente mit animalischen Organismen siehe O. Hertwig, Zellen und Gewebe 1893, p. 176; 1898, p. 99; F. Braem, Biol. Centralbl. 1894, Bd. 14, p. 340; Zimmermann, Zellkern 1896, p. 87.

2) Stahl, Ber. d. bot. Ges. 1885, p. 334. Siehe auch Buchtien, Biblioth. bot. 1887, Heft 8, p. 16. Vgl. II, § 44.

3) Pfeffer, Bericht d. Sächsischen Ges. d. Wissenschaften 1899, p. 6; A. Nathansohn, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 48. In dieser Arbeit ist die weitere Lit. nachzusehen. V. Häcker, Anatom. Anzeiger 1900, Bd. 17, p. 9.

formative Thätigkeit modificirt wird. In diesem Falle kann also die Erbmasse auch durch die amitotische Kerntheilung erhalten und übertragen werden, womit nicht ausgeschlossen ist, dass sich in anderen Pflanzen die Bedingungen für die Amitose nur in Zellen einstellen, die nicht mehr vermehrungsfähig sind. Uebrigens ist aus der bei Nathansohn zusammengestellten Literatur zu ersehen, dass die Amitose mehrfach in theilungsthätigen Zellen (Callus, gewisse animalische Gewebe) vorkommt.

Ausserdem sind in verschiedenen Fällen als Folge äusserer Einwirkungen gewisse Abweichungen in der Karyokinese beobachtet worden[1]) und es ist nicht unmöglich, dass es an geeigneten Objecten auch künstlich gelingt, z. B. die Reduction der Chromosomen[2]) herbeizuführen, oder in einer ausgewachsenen Zelle eine Kerntheilung zu veranlassen. Wenigstens ein gewisser Anlauf zu einer Theilung wurde von L. Huie[3]) bei der chemischen Reizung des Drüsenköpfchens an dem Tentakel von Drosera beobachtet.

Auf Grund der allgemeinen Erörterungen über die Partialfunctionen und das Zusammenwirken der Organe (I, § 9) kann es auch nicht überraschen, wenn in einer kernfreien, aber ein Centrosom führenden Cytoplasmamasse eines Seeigeleies von Ziegler[4]) und Boveri[5]) eine Theilung des Centrosoms, sowie eine gewisse Spindelbildung und Furchung beobachtet wurde.

§ 13. Die mechanischen Mittel bei der Gewebedifferencirung.

Die zunächst geschaffene Anordnung der Zellen bleibt nur in gewissen Fällen erhalten, da schon durch das fernere Wachsthum des Gewebeverbandes und noch mehr durch die gleichzeitige Gewebedifferencirung geringere oder sehr weitgehende Verschiebungen und Veränderungen bewirkt werden. Nun kann es nicht unsere Aufgabe sein, alle diese Verschiebungen, sowie die formale Entwickelung und Gestaltung der Gewebedifferencirung zu schildern, jedoch dürfte es geboten sein, in allgemeinsten Zügen die mechanischen Mittel und Wege zu kennzeichnen, mit denen in der Pflanze operirt wird. Dabei gehen wir, analog wie bei der Betrachtung des formativen Wachsthums (II, Kap. I), nicht auf die inneren dirigirenden Ursachen ein, die es veranlassen, dass sich die embryonalen Zellen und Zellgruppen des Urmeristems, der Eizelle u. s. w. in einer specifisch verschiedenen Weise ausgestalten (vgl. II, Kap. VII).

Das den ursprünglich gleichartigen Zellen selbstregulatorisch inducirte Streben nach besonderer Gestaltung ist in jedem Falle die primäre Ursache

---

1) Vgl. z. B. O. Hertwig, Zelle u. Gewebe 1893, p. 194; Zimmermann, Morphol. u. Physiol. d. pflanz. Zellkerns 1896, p. 82; Nemec, Bot. Ctbl. 1899, Bd. 77, p. 241; Flora 1899, p. 214; V. Häcker, l. c.

2) Vgl. hierüber z. B. Strasburger, Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, Bd. 30, p. 406; Klebs, Biolog. Centralbl. 1899, Bd. 19, p. 220.

3) L. Huie, Quart. Journ. of Microscop. Science 1896, Bd. 39, p. 423; Botan. Centralbl. 1899, Bd. 79, p. 97; O. Rosenberg, Physiolog-cytolog. Untersuch. über Drosera rotundifol. 1899, p. 2, 96.

4) Ziegler, Archiv f. Entwickelungsmech. 1897, Bd. 6, p. 289.

5) Boveri, Zur Physiol. d. Kern- u. Zelltheil. 1897, p. 13. Nach R. Hertwig (Abhandlg. d. Bayr. Akad. 1898, Bd. 29, p. 697) besitzt Actinosphaerium Eichhorni nur in gewissen Entwickelungsstadien Centrosomen. Ueber Vorkommen d. Centrosomen im Pflanzenreich vgl. Strasburger, Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, Bd. 30, p. 387.

der besonders gerichteten Wachsthumsthätigkeit und damit der specifischen Gewebedifferencirung. Denn erst durch dieses verschiedene Streben und Wachsen kommen die Gewebespannungen und die mannigfachen Zug- und Druckwirkungen zu Stande, welche die Zellen auf einander ausüben. Denselben Ursachen entspringen also in letzter Instanz auch diejenigen Reizwirkungen, welche von Zug- und Druckwirkungen ausgehen, oder welche die Existenz verschiedenwerthiger Zellen, Gewebe oder Organe zur Voraussetzung haben.

Hand in Hand mit dem Gesammtwachsthum entstehen bekanntlich Zellen von ungleichen Dimensionen schon dadurch, dass sich während der Streckung die eine Zelle häufig, die andere wenig oder gar nicht theilt (II, § 2 und 3). Zugleich wird in dem Gewebeverband durch die Verkettung mit langsamer wachsenden oder ausgewachsenen Geweben die Ausführung des angestrebten Wachsthums theilweise oder ganz gehemmt (II, § 9, 19, 35). Sofern dann nach einer Seite Bewegungsfreiheit geboten ist, kann unter Umständen der disponible Raum zur modellirenden Form für die Zelle oder die Gewebe werden, die sich durch ihre Wachsthumsthätigkeit gleichsam wie plastisches Material eindrängen. Nicht selten schafft sich aber die Zelle oder schaffen sich die Gewebe selbst den Raum für ihre Vergrösserung, indem sie sich zwischen andere Zellen einschieben oder Gewebe zusammendrücken, die der höheren Aussenleistung nicht zu widerstehen vermögen. Auf diese Weise vergrössern sich z. B. manche Embryosäcke. Ferner vermag das Phellogen trotz des unverrückbaren Gipsverbandes sich den Raum für eine gewisse Korkbildung zu erobern[1], auch rücken zuweilen die sich vergrössernden Gefässbündel unter Compression des Markes gegen das Centrum des Stengels vor. Andererseits wird häufig durch die Aussenarbeit der unter Druckspannung stehenden Gewebe das Wachsthum der negativ gespannten Gewebe begünstigt oder auch deren Zerreissung herbeigeführt.

Der lückenlose Verband der Zellen eines Theilungsgewebes wird fernerhin häufig ganz oder theilweise gelöst, wie die Entstehung der Intercellularen, das Abfallen von Früchten, Conidien u. s. w. lehren. Es wird dieses dadurch erreicht, dass die Pflanze die Mittellamelle der gemeinsamen Trennungswand theilweise oder ganz in lösliche oder quellende Producte verwandelt, so dass nun eine geringe Zugkraft die Trennung herbeiführt (I, § 84; II, § 62). Dazu genügt oft schon das Eigengewicht der Organe oder das Abrundungsstreben der Zellen. Jedoch wirkt eine jede Zugkraft in gleichem Sinne und demgemäss kann die Erweiterung der Intercellularen sowohl durch die eigene Wachsthumsthätigkeit der Zellen, als auch durch den Zug der positiv gespannten Gewebe erzielt werden. So bilden sich z. B. die grossen Intercellularen in dem Blattstiel von Nymphaea, Calla etc. durch die active Wachsthumsthätigkeit in einem Gewebe aus, das bei seiner Vergrösserung zudem den Widerstand der negativ gespannten peripherischen Gewebe zu überwinden hat, während das Hohlwerden des Grashalms etc. (I, § 9) durch die passive Dehnung und Zerreissung des Markes bewirkt wird.

---

1) F. C. Newcombe, Botan. Gazette 1894, Bd. 19, p. 223. Ausserdem Thatsachen bei de Bary, Vergleichende Anatomie 1877. — Ueber Plasticität, Zerreissungen etc., vgl. dieses Buch Bd. II, § 9 u. Kap. IV.

In der Abrundung der isolirten Zellen bezw. der isolirten Flächenstücke der Wandung, ebenso in den Wandbrechungen kommt das Streben nach derjenigen Gleichgewichtslage zum Ausdruck, die von Flüssigkeitslamellen vollständig erreicht wird. Diesem Streben entsprechen auch die Wandbrechungen, die sich in Theilungsgeweben, aber auch in Vereinigungsgeweben z. B. dann einstellen, wenn kugelige Zellen durch Aneinanderpressung zu einem polygonalen Gewebe werden. Die Gestaltungen der Einzelligen lehren aber, dass selbst eine zarte Zellwand beliebige Abweichungen von der physikalischen Gleichgewichtslage einer flüssigen Lamelle gestattet. Auch in den Geweben werden Zellen von sehr verschiedener Gestalt und ebenso absonderlich gestaltete Intercellularräume erzeugt[1].

Mit der Schaffung der Intercellularen ist den anstossenden Zellen die Möglichkeit des Auswachsens geboten, von der aber, so gut wie an der freien Aussenfläche der Epidermis, immer nur in regulatorischer Weise Gebrauch gemacht wird. Das geschieht z. B. bei der Production der inneren Haare in den Intercellularen von Nymphaea, der Schläuche in den Fruchtfächern von Citrus, sowie bei der Bildung der Thyllen[2], die nicht überall und erst mit einem gewissen Alter durch Einwachsen in den disponiblen Gefässraum entstehen. Ferner benutzen die meisten Pollenschläuche und manche Pilzfäden die Intercellularen als die Bahn, in der sie weithin wandern. Während dieses Vordringens sind die wachsenden Spitzen oft eng dem fremden Gewebe angeschmiegt und bahnen sich ihren Weg offenbar auch durch enge Zwischenräume, die sie durch ihr Eindrängen erweitern. Dazu genügt sicherlich oft schon die Wachsthumsenergie (II, § 35), jedoch steht Pilzen und Pollenschläuchen auch eine lösende Wirkung auf die Zellwand zur Verfügung, die ihnen erlaubt, nöthigenfalls den Verband der Zellen zu lockern oder den Weg durch die Wandung zu nehmen (I, p. 360).

Es kann also nicht überraschen, wenn sich in einem Gewebe bestimmt individualisirte Zellen zwischen andere eindrängen, mit denen sie die Gemeinsamkeit der Abstammung theilen. Das geschieht in der That in dem gleitenden Wachsen, das offenbar vielfach in geringem, zuweilen aber in sehr ausgedehntem Maasse ausgeführt wird. Ein schönes Beispiel bieten die Milchzellen von Euphorbia etc., die unter reichlicher Verästelung fortwährend in bestimmte Gewebe der neuen Zuwachsstücke eindringen. Ferner ist ein gleitendes Wachsen unerlässlich, um in dem secundären Zuwachs Bastfasern und andere Elementarorgane zu erzeugen, die länger sind als die Zellen des Cambiums[3].

---

1) Zimmermann, Beiträge z. Morphol. u. Physiol. 1893, p. 198 u. die hier citirte Lit.

2) Schellenberg, Jahrb. f. wiss. Bot. 1896, Bd. 29, p. 261; Mellink, Bot. Ztg. 1886, p. 749. — Vgl. auch II, § 35, 38.

3) Nachdem von Hofmeister (Pflanzenzelle 1867, p. 162) das gleitende Wachsthum einer allgemeinen Betrachtung unterzogen war, wurde dasselbe von Krabbe (Das gleitende Wachsthum 1886, p. 41) speciell mit Hinsicht auf die Erweiterung von Gefässen etc. verfolgt. Ferner ist gleitendes Wachsthum von A. Nathansohn (Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 682) für die Tracheiden in den Intercalarzonen, sowie bedingungsweise zwischen dem Gefässbündel- u. Rindengewebe der Wurzel nachgewiesen. Vgl. ausserdem F. G. Kohl, Mechanik der Reizkrümmungen 1894, p. 33; für Rivularia, Schwendener, Sitzungsb. d. Berlin. Akad. 1894, p. 958. — Naturgemäss giebt es verschiedene Arten von Gleitwachsthum.

Stellt man sich vor, dass zunächst die Intercellularen entstehen und in diese die Milchzellen etc. einwachsen, so wird der Vorgang durch Zerlegung in zwei Acte anschaulicher. In Wirklichkeit scheinen allerdings bei dem gleitenden Wachsen Auseinanderweichen und Eindringen zeitlich zusammenzufallen. Jedoch ist es auch hier fraglich, ob die vordringende Zelle sich activ den Weg bahnt oder ob die aufnehmenden Zellen durch Auseinanderweichen etc. selbstthätig mitwirken. Jedenfalls hängt aber die Individualisirung und die fernere Wachsthumsthätigkeit von correlativen Wirkungen ab, durch die ebenso z. B. den Milchzellen die Bahn ihres Vordringens vorgeschrieben wird, gleichviel ob dieses durch eine mechanische Führung oder durch eine chemotropische Reizung oder, was wahrscheinlicher ist, (wie bei den Pollenschläuchen) durch eine Combination verschiedener Factoren erzielt wird (II, Kap. XIII). Durch ein regulatorisch gelenktes localisirtes Lockern und Wiedervereinigen ist auch bei ausgiebigem Gleitwachsthum erreichbar, dass der feste Verband der betheiligten Zellen keinen Augenblick verloren geht. Denn dass eine partielle Lösung des Verbandes mit einer genügenden Constructionsfestigkeit vereinbar ist, wird durch die Pflanzen mit grossen Intercellularräumen bewiesen.

Während durch die Isolation die ursprünglich fest verbundenen Zellen eine gewisse Freiheit der Bewegung gewinnen, wird diese umgekehrt aufgegeben, wenn separirte Zellen zu einem Vereinigungsgewebe zusammenschliessen. So entsteht z. B. durch die Verflechtung von Pilzfäden nicht nur ein lockerer Filz, sondern auch in manchen Fällen ein solides Pseudoparenchym[1]. In den Flechten kommt sogar ein enges Aneinanderschmiegen, möglicherweise sogar eine völlige Verwachsung zwischen den sich symbiotisch vereinenden Algen und Pilzen zu Stande. Die causale Aufdeckung dieser Verhältnisse wird auch für das Verständniss der Vorgänge in Theilungsgeweben von hoher Bedeutung sein, da auch in diesem die directiven Wechselwirkungen eine grosse Rolle spielen und z. B. bei dem gleitenden Wachsen und bei dem Propfen eine Wiedervereinigung getrennter Zellen ausgeführt wird (vgl. II, § 50).

§ 14. Die Anordnung der Zellwandungen.

Da in den vegetativen Organen zumeist Zweitheilung und zwar äquale Zweitheilung ausgeführt wird, so lässt sich die übliche primäre Anordnung der Zellwandungen unter Annahme der rechtwinkligen Schneidung (II, p. 47) construiren. Auch kann man die Curvensysteme, die in Folge des Wachsthums der fest verbundenen, aber sich ähnlich gestaltenden Zellen zu Stande kommen, voraussagen und, trotz der unvermeidlichen Wandbrechungen und Verschiebungen, in manchen Geweben erkennen. Umgekehrt lassen sich natürlich aus den primären und secundären Anordnungen gewisse Rückschlüsse auf die Ver-

1) Von Lindau (Festschrift für Schwendener 1899, p. 28) wird die Bezeichnung Plectenchym vorgeschlagen. Vgl. z. B. auch G. Bitter, Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 34, p. 230; Askenasy, Ber. Bot. Gesellsch. 1888, p. 130 (Algen). Verschiedene Fragen, so auch die Frage nach der Herstellung oder Wiederherstellung der Plasmaverbindungen werden in II, § 50 berührt werden.

theilung der Zuwachsbewegung ziehen (vgl. II, § 3). Ferner gewährt die Kenntniss der üblichen Anordnungen und Curvensysteme ein erwünschtes Hilfsmittel bei dem Studium der Wandfolge und Zellgruppirung in wachsenden Organen. Indess ist wohl zu beachten, dass alle geometrischen Constructionen nur insofern Werth haben, als sie zur Veranschaulichung der in der Pflanze vorkommenden Gruppirungen dienen, dass sie also durchaus nicht die organisatorische Thätigkeit kennzeichnen und erklären, die mit dem geometrischen Brennpunct, Parameter u. s. w. nichts zu thun hat, die aber in Organen der verschiedensten Dignität ähnliche Zellanordnungen schafft. Da somit die beste (geometrische) Kenntniss der Wandanordnungen keine Einsicht in die Processe gewährt, durch welche Wachsthum und Zelltheilung bestimmt und beherrscht werden, so dürfen wir uns mit einem kurzen Hinweis auf das Wesen der üblichsten Gruppirungen beschränken[1]).

Den einfachsten Fall bietet ein Zellfaden (Alge, Haar etc.), in welchem die Zellwände senkrecht gegen die Seitenwand (Leitlinie) gerichtet sind. Bilden wir durch Aneinanderlegen solcher Zellfäden (mit quadratischem Querschnitt) eine Platte oder eine quadratische Säule, so erhalten wir ein Gewebe, in dem sich die Zellwandungen wie die Blätterdurchgänge in einem Krystall des regulären Systems durchschneiden, ein Gewebe, das in solcher Gestalt auch entstehen kann, indem eine Zelle in entsprechender Weise durch successive Zweitheilung gekammert wird.

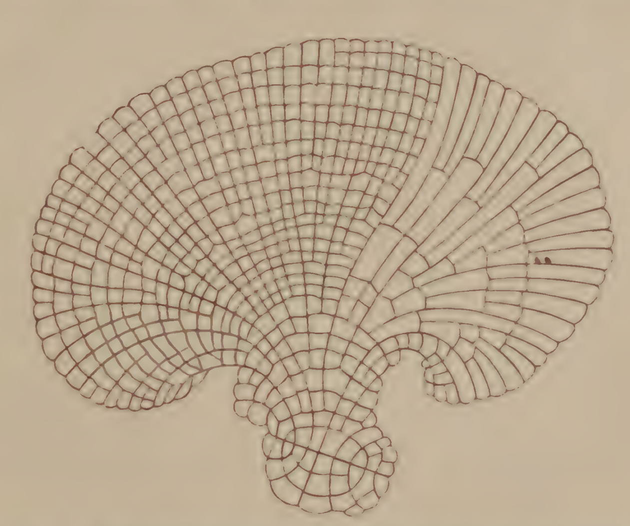


Fig. 11. **Melobesia Lejolisii von der Oberfläche gesehen nach Rosanoff und Sachs. Auf der rechten Seite ist eine Anzahl der Theilungswände ausgelassen.**

Falls sich der Faden an der fortwachsenden Spitze über die Theilungsgrösse (II, § 11) verbreitert, werden die nun auftretenden Theilungen senkrecht gegen die Querwand gerichtet sein. Sehr schön ist dieses in Fig. 11, einer Aufsicht des Thallus von Melobesia, zu übersehen, der gleichsam aus fächerförmig angeordneten Zellreihen besteht, die an der Spitze fortwachsen und ausser den Quertheilungen von Zeit zu Zeit eine Längstheilung zeigen, durch welche die erzielte tangentiale Vergrösserung der Zellen wieder reducirt wird. Analoge Verhältnisse findet man aber auch auf dem Querschnitt eines jugendlichen Stammes von Pinus in dem durch das Cambium fortwachsenden Holzkörper.

1) Näheres bei Sachs, Arbeit d. Bot. Instituts in Würzburg 1878, Bd. 2, p. 46 u. 185; Vorlesungen ü. Pflanzenphysiol. 1887, II. Aufl., p. 426; ferner Goebel, Entwickelungsgesch. d. Pflanzenorgane 1883, p. 136; Schwendener, Monatsb. d. Berlin. Akad. 1880, p. 412; Haberlandt, Physiol. Anatom. 1896, II. Aufl., p. 67.

Wenn man die Zellfäden krümmt und zu einem System confocaler Parabeln anordnet, so erhält man eine Gruppirung, wie sie der stärker ausgezogene Theil (*K K K*) der schematischen Construction Fig. 12 darbietet. Um zu einer völligen Uebereinstimmung zu gelangen, muss man noch annehmen, dass sich jeder Zellfaden vom Scheitelpunct ab nach beiden Seiten erweitert und sich desshalb, wie bei Melobesia (Fig. 11), durch Längswände theilt. Dieser Construction (Fig. 12), die aus einer Schaar confocaler Parabeln und den diese rechtwinklig durchschneidenden orthogonalen Trajectorien gebildet wird, entspricht annähernd die Anordnung, welche man an einem medianen Längsschnitt durch den Scheitel einer Sprossspitze oder eines Wurzelkörpers erblickt. In diesen wie in anderen Geweben werden von Sachs (l. c.) die gleichsinnig mit der Peripherie verlaufenden Wandungen (*p* Fig. 12) Periclinen, die dazu ge-

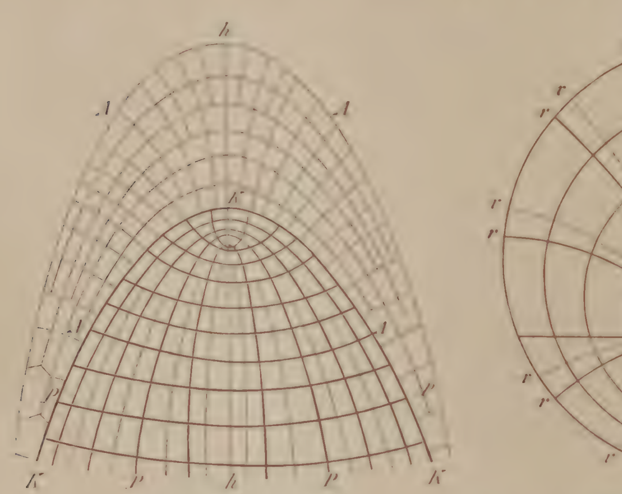


Fig. 12. (Nach Sachs.)

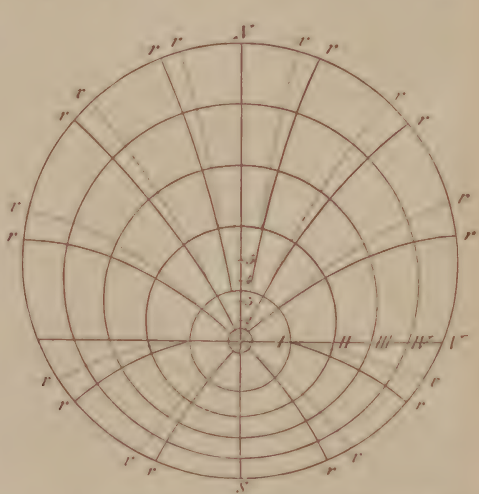


Fig. 13. Als Grundlage der Construction diente ein System nicht concentrischer Kreise, deren Mittelpuncte auf der Symmetrieachse *NS* bei *2, 3, 4, 5* liegen. Die geometrischen Trajectorien sind mit *r* bezeichnet, während durch die punctirten Linien r der reale Verlauf der etwas abgelenkten Markstrahlen angegeben ist.

hörigen orthogonalen Trajectorien (*A* Fig. 12) Anticlinen genannt. Auf den im Längsschnitt sichtbaren anticlinen Leitlinien stehen senkrecht die in der Schnittebene liegenden Wandungen, die auf einem Querschnitt durch den Sprossscheitel als orthogonale Trajectorien der Periclinen erscheinen. Das in der jeweiligen Schnittebene liegende System von Wandungen wird von Sachs Transversalen genannt.

Auch dann, wenn die Periclinen zu Kreisen, Ellipsen u. s. w. angeordnet sind, bilden die senkrecht gegen dieselben gerichteten Wandungen, geometrisch ausgedrückt, eine Schaar von orthogonalen Trajectorien. Das ist auch der Fall in der Construction Fig. 13, die der Anordnung der Jahresringe und der Markstrahlen in einem excentrisch gewachsenen Stamme entspricht. Diese Construction veranschaulicht zugleich den Verlauf der Leitlinien für den Fall, dass mit der Symmetrieachse das Maximum oder Minimum der Zuwachsbewegung zusammenfällt. Im letzteren Falle (Fig. 13 unterhalb der Linie *I—V*) entspricht

die Anordnung derjenigen in der Sprossspitze und in dem Wurzelkörper (Fig. 12 stark ausgezogener Theil). Dagegen ist in der Wurzelhaube (Fig. 12), entsprechend dem stärksten Wachsthum längs der Symmetrieachse, zumeist eine Zellenanordnung zu finden, die der Construction oberhalb *I—V* (Fig. 13) entspricht. Diese Gruppirung wird von Sachs als kappenförmige, fächerförmige oder coaxiale Anordnung, der andere durch die Fig. 12 (stark ausgezogener Theil) repräsentirte Typus als gewöhnliche oder confocale Schichtung bezeichnet.

Es versteht sich übrigens von selbst, dass ähnliche Anordnungen auf verschiedene Weise entstehen können, dass ferner verschiedene Ursachen Verschiebungen bewirken, durch welche die primäre Construction entweder nur in geringem Grade modificirt oder auch ganz verwischt wird[1]).

Kapitel IV.

Elasticitäts- und Cohäsionsverhältnisse des Pflanzenkörpers.

§ 15. Die Festigung der Pflanze.

Damit eine Pflanze existenzfähig ist, muss sie nothwendig neben anderen Eigenschaften eine solche Festigkeit ausbilden, dass die ganze Pflanze und jedes einzelne Organ derselben der normalen mechanischen Inanspruchnahme gewachsen ist. So hat der Stamm eines Eichenbaumes nicht nur die Last der Krone zu tragen (strebfest zu sein), sondern muss auch die genügende Biegungsfestigkeit besitzen, um nicht durch den Sturm zerbrochen zu werden. Durch den Wind wird aber selbst der jugendliche Eichenstamm nicht entfernt so weit gekrümmt, wie der schlanke Roggenhalm, der nach dem Aufhören der beugenden Kraft sofort wieder aufschnellt, wenn auch die Aehre den Boden berührte. Trotz dieser ausgezeichneten (elastischen) Biegungsfähigkeit besitzt der Roggenhalm ein sehr hohes Tragvermögen. Denn fixirt man seine Basis und bringt ihn in horizontale Lage, so vermag der Halm nicht nur die Last der reifenden Aehre zu tragen, sondern auch durch die geotropische Krümmungsthätigkeit zu heben, obgleich dabei der basale Knoten ein statisches Moment von 5 Kilo zu überwinden hat[2]). Ein solcher Halm, dessen Länge den Durchmesser ungefähr 400 mal übertrifft, ist also ein viel schlankeres Bauwerk, als ein starrer Fabrikschornstein. Dieser ist auch nicht entfernt so widerstandsfähig als ein

1) Einiges über Verschiebungen bei Sachs, l. c. 1878, p. 195; Schwendener, l. c. p. 418, 430; Krabbe, Sitzungsb. d. Berlin. Akad. 1882, p. 1093.

2) Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistungen 1893, p. 410. Vgl. II, letztes Kapitel; P. Meischke, Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 33, p. 359.

Baumstamm von gleicher Dicke und würde schon bei mässigem Winde umgeworfen werden, wenn man die Krone eines solchen Baumes auf ihm befestigte. In der Krone hat wiederum die Basis eines mässig grossen Astes nicht selten einem statischen Momente von 5000 Kilo entgegenzuwirken (Meischke l. c.). An die Wurzel werden dagegen in Bezug auf die Biegungsfestigkeit gewöhnlich geringere Anforderungen gestellt, während sie oft in hohem Grade auf Druck- und Zugfestigkeit in Anspruch genommen wird, wenn der vom Winde getroffene Stamm die Wurzel aus dem Boden zu reissen sucht.

Ebenso müssen Zweige, Blätter, Früchte, überhaupt alle Glieder eines Pflanzenkörpers, bezw. die sie tragenden Theile in jedem Entwickelungsstadium die genügende Zug-, Druck-, Biegungs- und Schubfestigkeit besitzen. Diese wird in manchen Fällen, z. B. in den intercalaren Vegetationszonen (II, p. 14) durch die Umhüllung mit Blättern hergestellt. In anderen Fällen, z. B. bei den Blättern, wird die Inanspruchnahme dadurch gemässigt, dass sie sich beim Sturme parallel zum Winde stellen. In analoger Weise wird der Stoss des Wassers auf die fluthenden Pflanzen vermindert, für die somit die Biegsamkeit von wesentlichem Vortheil ist.

Die kleinen Pflanzen sind zwar in mancher Hinsicht im Vortheil, haben indess verhältnissmässig ebensoviel Widerstand zu leisten, als grosse Pflanzen. Diese können allerdings nicht mehr in einem schäumenden Gebirgsbach bestehen, in welchem an den Steinen noch Algenfäden haften, die auch der Brandung des Meeres trotzen.

Auf ein weiteres Ausmalen dürfen wir verzichten, da bei Berücksichtigung von Gestalt und Lage des Pflanzentheiles, sowie des umgebenden Mediums leicht zu ersehen ist, auf welche Weise eine Pflanze oder ein Organ einer Pflanze hauptsächlich in Anspruch genommen wird. Die Ranken- und Schlingpflanzen lehren zugleich, dass nicht bei einer jeden Pflanze der Stengel die genügende Tragfähigkeit besitzt, um sich ohne besondere Hilfsmittel aufrecht zu erhalten. Das ist auch bei vielen Wasserpflanzen der Fall, die in der Luft umsinken, im Wasser aber in Folge des Auftriebs aufrecht stehen. Bei diesen und andern Pflanzen haben ferner die Zellwände den zumeist sehr ansehnlichen osmotischen Druck (I, § 24), sowie diejenigen Zug- und Druckkräfte auszuhalten, welche durch die Gewebespannung (II, Kap. V) bewirkt werden.

Zur Erzielung eines festeren Aufbaues dienen in der Pflanze durchgehends die Zellwandungen, aus denen die Hülle und das Kammergerüst gebildet werden, in welchem der weiche Protoplast, gleichsam wie die Eidechse in der Mauerspalte, eine geeignete Wohnstätte findet (I, § 7). Die Herstellung eines solchen Gerüstes aus zahlreichen kleinen Kammern ist aber nicht nur für die ganze Oeconomie der Pflanze bedeutungsvoll, sondern auch geradezu unerlässlich für die Festigung, da eine Pflanze von der Grösse eines Baumes als einzelliges Wesen kaum denkbar ist (I, § 6; II, p. 44). Aus dem grossen Wassergehalt der turgescenten Pflanze (I, § 33) ist ferner zu entnehmen, dass eine verhältnissmässig geringe Menge fester Substanz genügt, um widerstandsfähige, grosse Pflanzen aufzubauen.

Aber nur dann, wenn, wie in Holzpflanzen, die Zellwände genügend dick und solid sind, vermag sich die Pflanze nach dem Tode aufrecht zu erhalten. Anderenfalls wird die Pflanze durch den Wasserverlust welk und schlaff,

erlangt also nur unter Mitwirkung der Turgorspannung die genügende Straffheit und Tragfähigkeit. Hierbei sind dieselben physikalischen Ursachen wirksam, die eine schlaffe Thierblase straff und widerstandsfähig machen, wenn in dieselbe Wasser oder Luft gepresst wird. Wie die durch den hydrostatischen Druck erzeugte Spannung, muss auch die auf andere Weise erzeugte Tension, also die Gewebespannung einen gewissen Einfluss auf die Biegungsfestigkeit haben (II. § 17). Constructionen von der Festigkeit wie sie für Bäume nöthig sind, lassen sich freilich nur unter Mithilfe von dickeren und solideren Wandungen herstellen. Auch würde es bedenklich sein, wenn die Baumstämme bei jedem Wassermangel ihre Tragfähigkeit verlieren und umsinken würden.

In den höheren Pflanzen werden allgemein mit der Gewebedifferencirung und Arbeitstheilung Zellen gebildet, die schon durch die Dicke und die Qualität ihrer Wandung anzeigen, dass sie in Bezug auf die Festigung eine höhere Bedeutung haben, als die übrigen Zellen. Offenbar wird aber mit der zunehmenden Verdickung der Wand der Verkehr mit der Umgebung erschwert und die derbwandigen Zellen werden somit eine schlechtere Behausung für den lebensthätigen Protoplasten, der in der That in den sclerenchymatischen Zellen der Rinde, des Holzes etc. abzusterben pflegt, nachdem er diese Elemente ausgebildet hat. Mit Rücksicht auf die Gesammtöconomie ist es sehr wohl zu verstehen, dass die Pflanze auch solche Elemente bildet, die allein oder doch vorwiegend der Festigung zu dienen haben. Andererseits sind allgemein gegenseitige Concessionen nothwendig (I, § 6), und dem entspricht es, dass lebende Elemente in Bezug auf den Austausch und die sonstigen Functionen eine Einbusse erleiden, um die Fähigkeit zu gewinnen, in erhöhtem Grade bei der Festigung mitzuwirken. Im Grunde genommen ist eine jede derbwandige Zelle ein Beispiel einer derartigen Concession, gleichviel ob es sich um ein einzelliges Wesen oder um Zellen handelt, durch welche die genügende Festigkeit eines Gewebes hergestellt wird. Das muss in den wachsenden Organen durch lebendige Zellen geschehen, zu denen u. a. das dickwandige Collenchym gehört. Uebrigens ist nicht zu vergessen, dass todte Elemente auch mit anderen Functionen, z. B. mit dem Wassertransport, mit der Regulation des Austausches (Kork etc.) betraut sein können.

Zur Herstellung einer soliden und zweckmässigen Construction ist es nothwendig, dass die festigenden Zellen und Gewebe in geeigneter Weise angeordnet und zusammengefügt sind. In der That pflegen dieselben, wie es das Gefässbündelnetz des Blattes und des Stengels veranschaulicht, ein zusammenhängendes System, also ein Skelett zu bilden, zwischen dem und um das die zartwandigen Zellen und Gewebe eingefügt sind. Diese stellen dann die Füllungen und Verbindungen der festigenden Gurtungen vor und sind schon dieserhalb für die Erzielung eines genügend trag- und schubfesten Baues wichtig oder unentbehrlich. Zudem setzt ein dünnwandiges Parenchym einem Drucke einen sehr erheblichen Widerstand entgegen, während es durch einen longitudinalen Zug leichter eine Zerreissung erfährt, der aber durch die Vereinigung mit zugfesten Geweben vorgebeugt ist. In letzteren pflegt der zugfeste Verband der Zellen dadurch erhöht zu werden, dass langgestreckte prosenchymatische Zellen (Bastfasern, Holzfasern etc.) dominiren. Durch die Art der Zusammenfügung, sowie durch die Eigenschaften der Wandungen wird auch die sehr verschiedene Biegungsfähigkeit der Pflanzen und der Organe erzielt und ermöglicht. Es ist

desshalb sehr bedeutungsvoll, dass es die Pflanze versteht, aus derselben Substanz Wandungen aufzubauen, die in Bezug auf ihre elastischen Eigenschaften sehr verschieden sind.

Bei aller Verschiedenheit im einzelnen, ist doch im allgemeinen eine zweckmässige Anordnung nicht zu verkennen. Eine solche ist auch da, wo es sich speciell um Biegungsfestigkeit handelt, darin bemerklich, dass die Herstellung der genügenden Widerstandsfähigkeit mit einem möglichst geringen Aufwand von mechanischen Elementen angestrebt wird. Das wird durch eine peripherische Lagerung der zugfesten Elemente erreicht, die natürlich genügend schubfest verbunden sein müssen, damit bei dem Biegen der Zusammenhalt nicht zerrissen wird. Es handelt sich hierbei um Anordnungen, die auch die öconomisch arbeitende Technik thunlichst zu realisiren sucht. Es genügt, hier daran zu erinnern, dass der I förmige Träger, ebenso das hohle Rohr eine höhere Belastung ertragen, als der cylindrische Eisenstab von gleichem Wandungsquerschnitt. Demgemäss ist die hohlcylindrische Form des Grashalmes mechanisch vortheilhaft. Ferner sind bei langen Blättern und flachen Stengeln, bei denen nur Biegung in einer Ebene in Betracht kommt, die specifisch mechanischen Zellen thunlichst gegen die Ober- und Unterseite gerückt, so dass gleichsam ein System von I förmigen Trägern entsteht, deren Verbindung durch anderweitige Gewebe hergestellt wird. Kommt es aber nur auf Zugfestigkeit an, so ist für den Widerstand allein die Querschnittsfläche, nicht die Form des Balkens maassgebend. Dementsprechend pflegen die Wurzeln (auch die Stengel mancher Wasserpflanzen) eine mehr oder weniger centrale Anordnung der Gefässbündel, überhaupt der festigenden Elemente zu besitzen. Auch in den Rhizomen macht sich eine derartige Tendenz im Vergleich zu dem oberirdischen Stengel derselben Pflanze bemerklich.

Insbesondere in den krautigen Stengeln der Monocotylen sind, wie Schwendener nachwies, die zugfesten Gewebe thunlichst gegen die Peripherie gerückt, suchen also diejenige Lage anzunehmen, die zur Erzielung einer hohen Biegungsfestigkeit am vortheilhaftesten ist. Auch in den Blättern und Blattstielen ist vielfach eine vortheilhafte Anordnung der festigenden Elemente zu bemerken, die auch in den krautigen Stengeln der Dicotylen nicht zu verkennen ist. In diesen treten in peripherischer Lagerung häufig Collenchymgewebe auf, die im Vereine mit den etwas nach Innen gerückten Fibrovasalsträngen das hauptsächliche Festigungsmaterial bilden. Mit dem Fortschreiten des Dickenwachsthums übernimmt dann der Holzkörper mehr und mehr die Aufgabe der Festigung. Es ist dieses auch nothwendig, da die Rinde zerrissen wird und zudem allein der steigenden Inanspruchnahme nicht mehr genügen würde.

Da der Aufbau einer Pflanze allen Functionen genügen muss, sind gegenseitige Concessionen unerlässlich (I, § 6). In diesem Sinne ist es also durchaus zweckentsprechend, wenn sich z. B. die chlorophyllführenden und die festigenden Gewebe in die Peripherie theilen, oder wenn letztere etwas zurückweichen und dadurch ermöglichen, dass die grünen Gewebe in die beste Lichtlage gelangen (I, § 62). Zur richtigen Würdigung der thatsächlichen Verhältnisse muss also die Pflanze nothwendigerweise unter gleichzeitiger Berücksichtigung ihrer Gesammtaufgaben betrachtet und beurtheilt werden.

Soweit nicht schon durch die auf Tragfähigkeit und Biegungsfestigkeit abzielenden Constructionen eine genügende Widerstandsfähigkeit gegen radialen Druck hergestellt ist, findet man auch für diesen Zweck besondere Anordnungen. So ist die Epidermis vielfach durch die Verdickung der Wandungen oder durch besondere Aussteifungen widerstandsfähiger gemacht. Ein sehr anschauliches Beispiel für eine Aussteifung bieten die nadelförmigen Blätter von Hakea brachyrhyncha[1]) u. a., in denen zwischen der Epidermis und dem inneren Gewebecylinder sclerenchymatische Zellen wie Radspeichen eingesetzt sind, zwischen denen das zarte und lockere Parenchym einen geschützten Platz findet. Uebrigens setzt auch schon das zartwandige Parenchym und jede einzelne Zelle einer Compression einen um so ansehnlicheren Widerstand entgegen, je kleiner die Zellen sind. Für die mächtige Zelle von Caulerpa[2]) ist es desshalb vortheilhaft, dass durch die eingesetzten Zellstoffbalken für die Aussteifung des Zellhautschlauches gesorgt wird. In diesem Sinne wirkt eine jede Querwand, und in einem Gewebe eine jede Gewebeplatte. In dem in so ausgezeichneter Weise auf Biegungsfestigkeit construirten hohlen Grashalm wird somit durch die Knoten die Schubfestigkeit erhöht und das Einknicken beim Biegen erschwert.

Durch die Herstellung eines festigenden Gerüstes wird allgemein für die zwischen- und angelagerten zartwandigen Gewebe eine gesicherte Wohnstätte geschaffen. Im näheren sind natürlich sehr verschiedene Constructionen darauf berechnet, einem bestimmten Gewebe einen allgemeinen oder einen localen Schutz zu gewähren. Wie durch den Gefässbündelcylinder der Dicotylen für das umschlossene Mark, wird offenbar allgemein durch die Sclerenchymscheiden eine schützende Hülle für den umkleideten Raum gebildet, gleichviel ob dieser von einem Gewebe erfüllt oder ein luftführender oder harzführender Intercellularraum ist. Ferner ist es z. B. für den Weichbast vortheilhaft, dass er dem Xylem angelagert ist, oder ausserdem durch Bastfasern verstärkt und geschützt wird, die z. B. bei der Linde ein Geflecht bilden, zwischen dem die zartwandigen Elemente des Phloems untergebracht sind.

Zur näheren Orientirung sei auf die zusammenfassende Darstellung bei Haberlandt[3]) verwiesen, aus der zu ersehen ist, dass nach der grundlegenden Arbeit Schwendener's[4]) die auf die Festigung abzielenden Constructionen in zahlreichen Studien verfolgt wurden. Da aber eine Pflanze ohne einen zweckentsprechenden Bau überhaupt nicht existiren könnte, so ist es nicht überraschend, dass z. B. ein Ast, ein Blatt gegen die Basis, d. h. mit Steigerung der mechanischen Inanspruchnahme tragfähiger wird und dass diese Zunahme zuweilen (Halme von Cyperaceen, Gramineen etc.) annähernd derjenigen in einem Träger von gleicher Oberflächenspannung entspricht. In manchen Fällen, z. B. in dem Blatte von Phormium etc., tragen auch Zusammenfaltungen oder andere

---

1) Abbildung z. B. Mohl, Vermischte Schriften 1845. Taf. VII. Fig. 2.

2) Klemm, Flora 1893, p. 463; Reinke, Ueber Caulerpa 1899 u. die an diesen Stellen citirte Lit.

3) G. Haberlandt, Physiol. Anatomie 1896, II. Aufl., p. 134. Vgl. auch E. Detlefsen, Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1884, Bd. 3, p. 144, 408 u. die Kritik dieser Arbeit durch Zimmermann, Botan. Centralbl. 1884, Bd. 19, p. 149.

4) Schwendener, Das mechan. Princip im Bau d. Monocotylen 1874. — Ueber physiol. u. morphol. Eintheilung und Nomenclatur vgl. Bd. I, p. 34.

Formänderungen zur Vermehrung der Tragfähigkeit bei. In welcher Weise gewisse Einrichtungen darauf berechnet scheinen, dem schädigenden Einfluss von Sturm, Regen, Hagel vorzubeugen, ist bei Stahl[1]) und bei Wiesner[2]) nachzusehen.

Mit der besten Kenntniss einer zweckentsprechenden Einrichtung ist aber noch kein causales Verständniss des physiologischen Schaffens gewonnen (I, § 2). Wie dieses allgemein in gewissen Grenzen modificirbar ist, so ist auch die Festigkeit bis zu einem gewissen Grad von äusseren Einflüssen abhängig. Unter anderem sind die Wandungen in etiolirten Pflanzen schwächer ausgebildet (II, § 24) und es entspricht durchaus dem üblichen Reactionsvermögen, dass die Festigkeit durch die Inanspruchnahme gesteigert wird (II, § 36). Das geschieht in einem specifisch verschiedenen Maasse, geht aber z. B. bei Helleborus niger so weit, dass die Tragfähigkeit des Blattstiels durch allmähliche Steigerung der Belastung von 400 g auf 3500 g erhöht wird. Bei dieser Reaction werden in den Blattstielen von Helleborus niger gewisse dünnwandige Zellen so verstärkt, dass sie einen ansehnlichen dickwandigen Bastbelag bilden.

§ 16. Elasticität und Cohäsion der Zellhäute.

Die grossen Verschiedenheiten, welche die von der Pflanze gebildeten Zellhäute in Bezug auf Festigkeit und Elasticität besitzen, sind in erster Linie durch die besondere Molecularstructur bedingt. Das geht daraus hervor, dass die physikalischen Eigenschaften bei den aus derselben Substanz aufgebauten Membranen in weiten Grenzen schwanken und dass z. B. bei den aus Cellulose formirten Häuten alle vorkommenden Extreme und Abstufungen gefunden werden. Denn aus Cellulose bestehen sowohl gewisse Bastfasern, deren Tragmodul dem Schmiedeeisen (13 kg per mm^2) und sogar dem Stahl (25 kg) gleichkommt, als auch Wandungen (Urmeristem, Parenchyme etc.), die bis zur Elasticitätsgrenze nur eine Belastung von 1—4 kg pro 1 mm^2 vertragen[3]). Ferner können die Cellulosewandungen in dem Staubfaden von Cynareen innerhalb der Elasticitätsgrenze bis auf das Doppelte, also ähnlich wie Kautschuk verlängert werden[4]), während bei Bastfasern und vielen anderen Wandungen die zulässige elastische Verlängerung nur 0,5—1,5 Proc. beträgt. Aehnlich verhalten sich die meisten verholzten Fasern, jedoch sind bei Cocos nucifera, Caryota urens (Sonntag), sowie bei Agave americana (Schwendener) auch solche gefunden, die eine Dehnung bis zu 20 Proc. gestatten. Weiter ist bei den verkorkten Häuten gewöhnlich nur eine Verlängerung um 1—2 Proc., bei Prunus aber um 10—12 Proc. zulässig[5]). Mit dem Kork stimmen so ziemlich die Elasticitäts-

---

1) Stahl, Regenfall u. Blattgestalt 1893, p. 149, 170 etc.

2) Wiesner, Annal. d. jardin. botan. d. Buitenzorg 1897, Bd. 14, p. 283 ff.

3) Näheres bei G. Haberlandt, Physiol. Anatomie 1896, II. Aufl., p. 143, 121. Vgl. ferner Th. v. Weinzierl, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1877, Bd. 76, Abth. 1, p. 411; P. Sonntag, Landwirth. Jahrb. 1892, Bd. 21, p. 839; Schwendener, Bericht d. Botan. Gesellsch. 1894, p. 243; H. Schellenberg, Jahrb. f. wiss. Bot. 1896, Bd. 29, p. 240.

4) Pfeffer, Physiol. Untersuch. 1873, p. 106. Die hohe Dehnbarkeit dieser Filamente kannte schon Covolo 1764. Vgl. Pfeffer, l. c. p. 81.

5) Schwendener, Die Schutzscheiden u. ihre Verstärkungen 1882, p. 40; Haberlandt l. c. p. 121.

verhältnisse der Cuticula überein, die in dem Staubfaden der Cynareen voraussichtlich eine ebenso hohe elastische Dehnbarkeit erreicht wie die Cellulosewandung in der Epidermis.

Die sehr verschiedene Quellungsfähigkeit u. s. w. lehrt ebenso, dass mit demselben Materiale Bauwerke und Wandungen von sehr verschiedener physikalischer Qualität herstellbar sind. Wenn also die verholzten Membranen nicht so weit gehende Extreme darbieten, als die Cellulosemembranen, so hängt das wohl damit zusammen, dass jene keine so mannigfaltige Verwendung finden und nur in ausgewachsenen Organen auftreten. Uebrigens ist die Bedeutung der Verholzung noch nicht aufgeklärt. Denn durch diese wird die Cohäsion und Elasticität nicht gesteigert, ja theilweise sogar ein wenig vermindert (Sonntag, Schellenberg); auch ist die Verholzung für die Sistirung des Wachsthums nicht nothwendig (II, § 9). Vielleicht ist aber die Verholzung von Nutzen, um die so veränderten Membranen gegen chemische und andere Angriffe widerstandsfähiger zu machen (über Verholzung vgl. I, § 84). Die Bedeutung der Verkorkung und Cuticularisirung ist früher besprochen (I, § 21). Auch ist gelegentlich schon auf die Rolle hingewiesen, welche die Einlagerung von Kieselsäure etc. spielen dürfte (I, § 75). Durch die reichliche Imprägnirung mit Kieselsäure wird die Membran augenscheinlich härter und spröder, ohne dass die Tragfähigkeit gesteigert zu werden scheint (II, § 24)[1].

Die besagten Differenzen der Elasticität und Cohäsion finden sich auch bei Membranen von gleichem oder ähnlichem Wassergehalt, der aber die obigen Eigenschaften beeinflusst. Denn es ist selbstverständlich, dass mit der weitgehenden Auseinanderdrängung der festen Substanz die Festigkeit abnimmt, die bekanntlich in gallertartigen Membranen gering ist[2]. Diese erfahren also durch den Wasserverlust eine erhebliche Steigerung der Zerreissungsfestigkeit, die aber durch Trocknen auch in geringerem Grade in den wasserärmeren und zugfesteren Membranen vergrössert wird[3]. Gleichzeitig scheint allgemein die Amplitude der elastischen Dehnung abzunehmen und es ist bekannt, dass völlig getrocknete Membranen (abgesehen von den mit Fettsubstanzen imprägnirten) spröde und pulverisirbar sind. Da aber in den lebensthätigen und sogar in den angewelkten Pflanzen die Membranen völlig oder nahezu völlig gequollen sind, so werden wir nur die mit Wasser imbibirten Membranen berücksichtigen.

Bemerkenswerth ist, dass, wenigstens bei den festigenden Zellen, fast sogleich nach Ueberschreitung der Elasticitätsgrenze, Zerreissung erfolgt, dass also Tragmodul und Festigkeitsmodul nahezu zusammenfallen, während diese z. B. bei Metallen ziemlich weit auseinander liegen (Schmiedeeisen 13 und 41 kg; Stahl 25 und 82 kg pro 1 mm²). Dieses Zusammenfallen von Tragmodul und Festigkeitsmodul ist durchaus zweckentsprechend, da zur Erzielung eines stabilen Baues eine Inanspruchnahme über die Elasticitätsgrenze nicht erlaubt ist. Dem-

1) Ueber Härte der Zellhäute siehe E. Ott, Botan. Centralbl. 1900, Bd. 84, p. 291.

2) Siehe z. B. Reinke, Untersuch. über die Quellung 1879, p. 30 (in Hanstein's Botan. Abhandlungen Bd. 4). Vgl. I, § 12.

3) Vgl. Schellenberg, Sonntag, Weinzierl l. c. Es scheint dieses allgemein für quellungsfähige Körper, also auch für die aus dem Thierreich stammenden zu gelten. Nach Weinzierl (l. c. p. 460) ergiebt sich für die Zerreissungsfestigkeit bei einem gewissen niederen Wassergehalt ein Maximum.

entsprechend pflegen auch die Membranen der wachsenden Zelle nicht bis zur Elasticitätsgrenze gespannt zu sein (II, § 8, 9). Bei weiterer Dehnung scheinen indess die Membranen der wachsenden Zellen eine gewisse, theilweise sogar eine erhebliche bleibende Verlängerung (plastische Dehnung) zu erfahren. Wenigstens wurde von Ambronn[1] nachgewiesen, dass die Elasticitätsgrenze des Collenchyms schon durch den Zug von 1—2 kg per 1 mm² überschritten wird, während die Zerreissung erst bei 8—12 kg erfolgt. Auffällig ist, dass nach diesem Forscher bei einer geringeren Belastung die Verlängerung nach einigen Stunden vollendet ist und dann nicht mehr fortschreitet. Jedenfalls verdient dieses Verhalten die vollste Beachtung, da es vielleicht eine Nachwirkung derjenigen vitalen Action ist, durch welche die Cohäsion der wachsthumsfähigen Membranen herabgedrückt und dadurch das Flächenwachsthum regulatorisch gelenkt wird (II, § 8). Uebrigens wird eine genaue Bestimmung der Elasticitätsgrenze durch die elastische Nachwirkung erschwert, die in gequollenen Körpern ziemlich ansehnlich zu sein pflegt[2].

Die grosse Festigkeit von Balken, Hanfseilen etc. ist allgemein bekannt und wurde aus technischen Rücksichten vielfach geprüft. Jedoch wurde erst in den Untersuchungen Schwendener's und der oben genannten Forscher der wirksame Theil des Querschnitts, also der von der Wandsubstanz eingenommene Theil näher bestimmt. Freilich lieferten auch diese Bestimmungen nur Annäherungswerthe, die aber für die Ableitung der besprochenen Beziehungen ausreichen. Einzelheiten sind in den citirten Schriften zu finden. Als Beispiele für eine weitgehende elastische Dehnbarkeit seien noch genannt die Sporenschläuche von Ascobolus und anderen Ascomyceten (II, Kap. XII), die Markhyphen von Usnea barbata[3], die Wandungen der Milchsaftgefässe[4]), die Zellwandungen im Schwellparenchym der Früchte von Impatiens[5]) (vgl. auch § 18). Auch besitzen die wachsenden Zellwandungen vielfach eine relativ ansehnliche elastische Dehnbarkeit, die also zumeist, jedoch nicht immer mit dem Auswachsen der Membran zunimmt (II, § 17, 8, 9).

Innerhalb der einzelnen Wandung bestehen offenbar vielfach Unterschiede der Elasticitäts- und Cohäsionsverhältnisse. Denn diese sind sicher verschieden in den ungleich wasserreichen und ebenso in den cuticularisirten und nicht cuticularisirten Schichten. Ferner dürften da, wo Quellung, optisches Verhalten u. s. w. Differenzen bieten (I, p. 71), auch die Elasticität und Cohäsion in der Richtung von

---

1) H. Ambronn, Jahrb. f. wiss. Bot. 1879—81, Bd. 12, p. 521; J. Cohn, ebenda 1892, Bd. 24, p. 166; C. Müller, Bericht d. bot. Gesellsch. 1890, p. 165; Haberlandt, l. c. p. 139.

2) Reinke, l. c. p. 17; O. Lehmann, Molekularphysik 1888, Bd. I, p. 530. — Zwischen Verlängerung und spannendem Gewicht besteht wohl keine genaue Proportionalität. Vermuthlich wird bei Zellwänden zumeist, wie beim thierischen Muskel, mit zunehmender Dehnung derselbe Spannungszuwachs eine etwas geringere Verlängerung bewirken. Vgl. Wertheim, Annal. d. chim. et d. phys. 1847, III sér., Bd. 21, p. 396, sowie die Handbücher d. Thierphysiologie. Bezüglich der Staubfäden d. Cynareen, Pfeffer, l. c. p. 108. Ueber Kautschuk vgl. die Handbücher d. Physik.

3) Haberlandt, l. c. p. 174.

4) Schwendener, Sitzungsb. d. Berl. Akadem. 1885, p. 326.

5) Eichholz, Jahrb. f. wiss. Bot. 1886, Bd. 17, p. 561. — Einige weitere Beispiele bei Küster, Sitzungsb. der Berl. Akad. 1899, p. 825 (Derbesia); L. Nicotra, Sull' elasticita di tensione etc. 1897—98 (Sep. a. Rendic. dell' Accademia di Acireale Bd. 9).

2 oder 3 Achsen ungleich ausfallen. Nach directen Erfahrungen scheinen die elastischen Wandungen in den cylindrischen Zellen des Staubfadens der Cynareen in tangentialer Richtung weniger dehnbar zu sein, als in der Längsrichtung[1]. Wenigstens spricht hierfür, dass die Zellen ihre cylindrische Form bewahren, während sie durch die steigende Turgorkraft um 20—30 Proc. verlängert werden. Ueber die Conservirung der Cylinderform in wachsenden Zellen siehe II, p. 37.

§ 17. Elasticitäts- und Cohäsionsverhältnisse der Gewebe.

Die Elasticitäts- und Cohäsionsverhältnisse von Geweben werden nicht allein durch die Eigenschaften der Wandungen, sondern auch durch den Turgor, sowie durch die Art und Weise der Verkettung und Gruppirung der aufbauenden Elementarorgane bestimmt (II, § 15). Das ergiebt sich schon aus der Erfahrung, dass die dünnwandigen Zellen und ebenso ein aus solchen Zellen gebildetes Gewebe im turgescenten, aber nicht im welken Zustand eine ansehnliche Biegungs- und Druckfestigkeit besitzen. Bei Steigerung des Aussendruckes wird natürlich mehr und mehr Wasser aus den einzelnen Zellen gepresst, die sich somit unter Contraction und Faltung der Wandungen verkleinern, wodurch zugleich die Concentration des Inhalts und die osmotische Gegenleistung zunimmt (I, § 24). Eine solche Compression tritt auch bei der Beugung eines Sprosses einer Wurzel u. s. w. auf der concav werdenden Seite ein und zuweilen, z. B. in den Bewegungsgelenken von Oxalis[2], wird durch die active Krümmungsthätigkeit der Pflanze eine sehr weitgehende Zusammenpressung der Zellen bewirkt.

Ein Wasserwechsel erfordert eine gewisse Zeit und damit hängt es theilweise zusammen, dass sich dünnwandige Zellen und Gewebe, ähnlich wie ein Wachsstock, bei langsamem Vorgehen biegsam und plastisch, bei plötzlichem Biegen aber spröde und brüchig erweisen. Diese Sprödigkeit ist in der That nur im turgescenten Zustand vorhanden, hängt aber doch in hohem Grade auch von der Qualität der Wandungen ab und ist desshalb z. B. nicht in den turgescenten Staubfäden der Cynareen zu finden, die sehr dehnbare (elastische) Zellwandungen besitzen. Mit der Verdickung und Verstärkung der Wandungen tritt dann, wie schon hervorgehoben wurde, die Bedeutung des Turgors in Bezug auf die mechanischen Eigenschaften der Zelle und der Gewebe mehr und mehr zurück. Uebrigens ist die longitudinale Festigung von dem Turgor unabhängig. Indess wird ein turgescenter Spross durch einen geringeren Zug zerrissen, als ein welker Spross, weil in jenem die Zellwandungen bereits durch die osmotische Energie erheblich gespannt sind.

Aber schon bei longitudinaler Inanspruchnahme ist die Dehnbarkeit und Elasticität eines Gewebes in hohem Grade von der Vertheilung und Gruppirung der Zellen abhängig. So kann in einem Gewebe, das aus locker verbundenen

1) Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p 110.

2) Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 70 u. Taf. I, Fig. 5; Druck- u. Arbeitsleist. 1893, p. 407. Vgl. auch II, Kap. XI.

Zellen besteht, die Verlängerung, ähnlich wie in einer aus Kautschukringen bestehenden Kette, zum guten Theil durch eine Formänderung der Zellen und der die Intercellularen umgrenzenden Zellketten herbeigeführt werden. Ist aber ein Gewebe aus cylindrischen Zellen aufgebaut, so wird durch die Verlängerung des Organes auch die Verlängerung der Zellwand bemessen, vorausgesetzt, dass im Inneren keine Verschiebungen und Zerreissungen eintreten[1]). Muss nun auch das Bestreben dahin gehen, die Eigenschaften aus den bedingenden Factoren zu erklären, so hat man doch die mechanischen und elastischen Eigenschaften eines Complexes zunächst durch die üblichen physikalischen Bezeichnungen zu characterisiren.

Bei Beachtung dieser Verhältnisse, sowie der Qualität und der Dicke der Membranen sind die Erfolge verständlich, die in wachsenden und ausgewachsenen Geweben durch die eigene Turgorkraft, sowie durch Zug, Beugung, Torsion, Erschütterung erzielt werden. Da die Elasticität der Wandungen in der Regel nach der Vollendung des Flächenwachsthums zunimmt (durch Verdickung sowie durch Aenderung der Qualität), so ist es verständlich, dass die grösste Turgordehnung, also die ansehnlichste Verkürzung bei Aufhebung des Turgors, häufig in der wachsenden Region zu finden ist (II, § 8, 9).

Auch ist schon mitgetheilt (II, § 16), dass in den ausgewachsenen Zellhäuten Tragmodul und Festigkeitsmodul nahe und gewöhnlich näher gerückt sind, als in den wachsthumsfähigen Membranen der embryonalen und jugendlichen Gewebe. In diesen lässt sich desshalb durch Dehnung über die Elasticitätsgrenze leichter eine bleibende plastische Verlängerung erzielen. Jedoch sind in den wachsenden Zellen die Wandungen durch die Turgorenergie normalerweise nicht bis zu der Elasticitätsgrenze in Anspruch genommen und ein Wachsen durch plastische Dehnung erfolgt nur insofern und insoweit, als durch die vitale Thätigkeit in regulatorischer Weise für Herabsetzung der Cohäsion gesorgt wird (II, § 8, 9).

An jugendlichen Theilen von Wurzeln, Sprossen, Blättern ist leicht festzustellen, dass eine gewaltsame Beugung nur theilweise wieder ausgeglichen wird und dass sich sogar den an sich spröden jugendlichen Geweben durch allmähliches Vorgehen, ähnlich wie einem Wachsstock oder einem Bleidraht, eine weitgehende Krümmung aufdrängen lässt. Bei völliger Freiheit kann diese Deformation wieder ganz oder theilweise ausgeglichen werden, während sie fixirt wird, wenn der Spross während des Ueberganges in Dauergewebe in der gekrümmten Lage festgehalten ist. Dass sich auf diese Weise die habituelle Gestaltung der Bäume und Sträucher in der mannigfachsten Weise modificiren lässt, ist in der gärtnerischen Praxis seit langer Zeit bekannt.

Aus diesen plastischen Eigenschaften, die näher von Sachs[2]) und de Vries[3]) untersucht wurden, erklärt es sich auch, dass einem Sprosse durch kräftiges Schütteln eine Krümmung in der Richtung der stärksten Ausbiegung aufgedrängt

---

1) Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 404.

2) Sachs, Lehrbuch 1873, III. Aufl., p. 691; Arbeit. d. Bot. Inst. in Würzburg 1873, Bd. I, p. 393.

3) de Vries, Arbeit. d. Bot. Inst. in Würzburg 1874, Bd. I, p. 539. Ueber Plasticität der Ranken vgl. Pfeffer, Unters. a. d. Bot. Inst. zu Tübingen 1885, Bd. I, p. 489.

wird[1]). Leichter als der turgescente lässt sich der welke Spross krümmen und z. B. um einen Stab winden. Diese Zwangslage kann dann in dem wieder turgescent gewordenen Spross durch Wachsthum fixirt werden.

Biegungsfestigkeit und Spannungen. Durch die Turgorspannung (I, § 24) wird in einer Zelle in analoger Weise Tragfähigkeit und Biegungsfestigkeit erzielt, wie durch das Einpressen von Wasser oder Luft in eine Thierblase oder in einen Kautschukschlauch[2]). Aber schon unter diesen Verhältnissen bestehen keine einfachen Beziehungen zwischen Dehnkraft (bezw. Spannung der Wandung) und Biegungsfestigkeit. Noch weniger ist dieses in Gewebecomplexen der Fall, in welchen u. a. die Anordnung der Elemente von wesentlicher Bedeutung ist, ebenso wie die Gewebespannung, die sich mit dem Turgescenzzustand in verschiedener Weise verändert (vgl. II, p. 74). Es kann also nur von Fall zu Fall entschieden werden, welchen Antheil die einzelnen Factoren an dem Zustandekommen und der Veränderung der Biegungsfestigkeit haben. Die in mechanischer Hinsicht in Betracht kommenden Fundamente sind bei Nägeli und Schwendener (Mikroskop, II. Aufl., p. 404) nachzusehen und bei Schwendener (Das mechanische Princip im Bau der Monocotylen 1874, p. 101) unter Zugrundelegung des durch Achsenkraft gespannten Balkens behandelt. Die ziemlich unklaren Auffassungen Hofmeisters[3]), in welchen die Bedeutung des Turgors verkannt ist, bedürfen keiner besonderen Widerlegung.

Die Grösse der Turgordehnung ist natürlich stets von der Elasticität und Dicke der Membran, sowie von der Höhe des osmotischen Druckes abhängig. Da aber die erzielte tangentiale Dehnung im umgekehrten Verhältniss zu dem Krümmungsradius steht, so vermögen die dünnwandigen kleinen Zellen einen sehr hohen osmotischen Druck auszuhalten, da die freien Wandstücke immer stark gekrümmt sind (I, p. 121). In einer cylindrischen Zelle wird der durch den osmotischen (hydrostatischen) Druck erzielte Längszug durch die Grösse des Querschnitts bestimmt, nimmt also wie die Fläche des Querschnitts ab[4]).

Bei Aufhebung des Turgordruckes durch Plasmolyse, Tödtung etc. erfahren die hochelastischen und dicken Wandungen eine nur sehr geringe und oft kaum messbare Verkürzung, während diese in den wachsenden Zellen erheblich, in den Staubfäden der Cynareen sogar sehr ansehnlich ausfällt (II, § 16). In jedem Falle hat aber das zur Wiederverlängerung nothwendige Gewicht dieselbe

---

1) Hofmeister, Jahrb. f. w. Bot. 1860, Bd. II, p. 237; Prillieux, Annal. d. scienc. naturell. 1868, V. sér., Bd. 9, p. 248; Sachs, Lehrb. III. Aufl., p. 692. Auf diese Weise oder auch durch Erschlaffen kommen offenbar im wesentlichen die Krümmungen zu Stande, die A. Kerner (Schutzmittel d. Pollens 1871, p. 34) beobachtete, als er Blüthenstiele rieb oder erschütterte, sowie diejenigen, welche durch electrische Entladungen erzielt werden (A. v. Humboldt in Jngenhousz, Ernährung d. Pflanzen übers. von Fischer, 1798, p. 42). — Ueber die Abnahme des Querdurchmessers beim Schütteln von Sprossen siehe G. Kraus, Sitzungsb. d. Naturf. Gesell. z. Halle 1881, p. 27. — Natürlich kann die Erschütterung auch Reizwirkungen erzielen, vgl. II, § 35—38.

2) Zur Demonstration benutze ich einen aus einem Netz gebildeten Sack, in welchen einer jener Kautschukballons eingeführt ist, die mit Wasserstoffgas gefüllt als Spielzeug dienen. Beim Einpressen von Luft wird dann der Ballon gegen die widerstandsfähige Sackhülle getrieben, die dadurch in analoger Weise gespannt wird, wie die Zellhaut durch den angepressten Protoplasten.

3) Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 268, 273. Vgl. Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 147.

4) Pfeffer, Period. Bewegungen d. Blattorgane 1875, p. 114; Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 412. Dieses Buch Bd. I, p. 121.

Arbeit zu leisten wie die Turgorkraft und auf diese Weise war es also möglich, die Höhe der Turgorkraft annähernd zu bestimmen (I, p. 126).

Wird die plasmolysirte cylindrische Zelle gewaltsam gedehnt, so verengt sie sich aus den gleichen Gründen wie ein gedehnter Kautschukschlauch. Presst man in einen Kautschukschlauch aber Wasser, so tritt natürlich auch eine Erweiterung ein und es bedarf schon besonderer Einrichtungen, wenn sich der Kautschukschlauch verlängern und die cylindrische Form bewahren soll. Letzteres ist in der That in den Zellen des Staubfadens der Cynareen der Fall, die zugleich ihren Durchmesser nicht wesentlich ändern, während sie durch den ansteigenden Turgor um 10—20 Proc. verlängert werden[1]). Vermuthlich spielen hierbei die ungleichen Elasticitätsverhältnisse in der Wandung eine Rolle (II, § 16). Je nach der Beschaffenheit und Dehnbarkeit der verschiedenen Wandungen einer Zelle kann es auch dahin kommen, dass bei der Plasmolyse eine Verlängerung der Zelle eintritt (Beispiele II, § 4). Wir können indess auf diese und andere specielle Fälle nicht eingehen. Unter den vielen rein physikalischen Fragen sei auch nur darauf hingewiesen, dass ein Cylinder aus Metall oder aus Kautschuk[2]), also vermuthlich auch eine cylindrische Zelle, bei der gewaltsamen Dehnung eine geringe Volumzunahme erfährt. Die Senkung des hydrostatischen Druckes, die dadurch bewirkt wird, hat indess wenig Bedeutung, da durch Wasseraufnahme die osmotische Spannung bald wieder hergestellt sein wird.

In der wachsenden Region pflegt, wie aus den Versuchen von de Vries[3]) und Wortmann[4]) bekannt ist, die ansehnlichste Turgordehnung zu bestehen. Jedoch ist die Annahme dieser Autoren irrig, dass die Grösse der Turgordehnung und das Maximum der Zuwachsbewegung immer zusammenfallen, denn eine solche Coincidenz wurde von Schwendener und Krabbe[5]) (ebenfalls bei Blüthenpflanzen) öfters nicht gefunden, so auch nicht in dem hier mitgetheilten Versuch, der mit dem auf die Primordialblätter folgenden Sprossende von Phaseolus multiflorus angestellt wurde (l. c. p. 354). Aus der Anfangslänge der markirten Zonen, der Zuwachsbewegung in diesen, sowie aus der bei Plasmolyse in 6—10proc. Salzlösung eintretenden Verkürzung, ergeben sich für Zuwachs und Turgordehnung die in den beiden letzten Columnen verzeichneten procentualen Werthe.

Nr. der Zonen von der Spitze ab	Anfangslänge der Zonen	Länge nach 18stündigem Wachsthum	Länge der Zonen nach der Plasmolyse	Zuwachs der Zonen in 18 Stunden	Contraction der Zonen durch Plasmolyse	Zuwachs in Proc.	Contraction in Proc.
I	14,75	21	19	6,25	2	42	9,5
II	16,25	19	17,75	2,75	1,25	17	6,6
III	15,5	15,5	15,5	0,0	0,0	0,0	0,0
IV	15,25	15,25	15,25	0,0	0,0	0,0	0,0

1) Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 103.

2) Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 399.

3) de Vries, Unters. ü. d. mechan. Ursachen d. Zellstreckung 1877. Von diesem Forscher wurden auch (Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1874, Bd. I, p. 536; 1877, l. c. p. 117) Dehnversuche an turgescenten u. plasmolysirten Sprossen angestellt. — Näheres über osmotische Druckverhältnisse in Zellen, Plasmolyse etc. Bd. I, § 24. — Zur Messung der durch den osmotischen Druck erzielten Dehnung wurde die Aufhebung des Turgors durch Salzlösungen zuerst angewandt von Dutrochet, Mém. p. servir à l'histoire d. végétaux et d. animaux, Brüssel 1837, p. 228. Vgl. auch Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 140. De Vries (1877, l. c.) wandte die Plasmolyse zuerst an, um in wachsenden Pflanzentheilen die Vertheilung der Turgordehnung zu ermitteln.

4) Wortmann, Bot. Ztg. 1889, p. 234. Vgl. Bd. II, p. 34.

5) Schwendener u. Krabbe, Jahrb. f. w. Bot. 1893, Bd. 25, p. 323.

Die Turgordehnung beträgt in den Zellen der wachsenden Region gewöhnlich 3—20 Proc.[1]) Jedoch wurde u. a. bei Spirogyra[2]) nur eine plasmolytische Verkürzung von 2 Proc. gefunden. Auch ist schon (II, § 8) dargethan, dass die Grösse der Turgordehnung kein Maassstab für die Wachsthumsschnelligkeit sein kann.

Kapitel V.

Gewebespannung.

§ 18. Allgemeines.

In den vorausgegangenen Kapiteln wurde bereits der Spannungsverhältnisse gedacht, die in der Zelle (Turgorspannung), in der Zellwand (Schichtenspannung), sowie in den Geweben (Gewebespannung) zur Ausbildung kommen. Insbesondere ist das Wesen und die Bedeutung der Turgorspannung genugsam behandelt. Wir hörten aber auch, dass in den Geweben durch die ungleiche Wachsthumsthätigkeit der Zellen und Zellcomplexe Zug- und Druckspannungen entstehen, durch die hinwiederum die Wachsthumsthätigkeit beeinflusst und regulirt wird. Bei der Behandlung von Wachsthumsvorgängen, Bewegungen und Arbeitsleistungen werden wir auf solche Gewebespannungen und ihre Bedeutung noch vielfach zu sprechen kommen. An dieser Stelle sollen aber einige allgemeine Thatsachen und Erscheinungen kurz besprochen werden.

Die Existenz der Gewebespannung wird durch die Dimensionsänderungen und Krümmungen angezeigt, die bei der partiellen oder totalen Isolirung der Gewebecomplexe eintreten. Wird z. B. von einem jugendlichen Blattstiel (Rheum, Begonia etc.), von einem jugendlichen Stengel (Helianthus etc.) die Epidermis nebst den anstossenden Geweben durch Längsschnitte abgetrennt, so verkürzen sich diese Gewebestreifen um ca. 1—4 Proc., während sich der centrale Gewebecylinder um 2—6 Proc. verlängert. Dieser war demgemäss in dem intacten Sprosse, dessen Länge der Resultante aus den antagonistischen Bestrebungen entspricht, comprimirt, stand also unter Druckspannung (positiver Spannung), während die äusseren Gewebeschichten gedehnt waren, d. h. sich in Zugspannung (negativer Spannung) befanden. In Folge dieser Gewebespannung erfolgt natürlich (siehe Fig. 14) eine nach aussen gerichtete Krümmung, wenn eine dem Sprosse entnommene Längslamelle der Länge nach gespalten wird. Aus gleichen Gründen krümmen sich nach dem Spalten des Blüthenschaftes von Leontodon taraxacum

---

1) Nach den cit. Schriften von de Vries, Schwendener u. Krabbe. Vgl. ferner Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1896, p. 306. Für Pilze, Algen etc. finden sich einige Angaben in den II, § 2 u. 3 citirten Schriften, ferner bei E. Laurent, Étude s. l. turgescence chez le Phycomyces 1885, p. 12 (Sep. a. Bullet. d. l'Academ. d. Bruxelles, 3. sér., Bd. 10).

2) Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistung 1896, p. 386.

die isolirten Längsstreifen nach aussen und es ist allgemein bekannt, dass diese Krümmung nach dem Einlegen in Wasser bis zur spiraligen Einrollung fortschreitet. Uebrigens bedarf es keiner Erörterungen, warum diese Krümmungen eintreten und aus mechanischen Gründen eintreten müssen, und ebenso ist es selbstverständlich, dass aus diesen Krümmungen die Spannungsverhältnisse abgeleitet werden können.

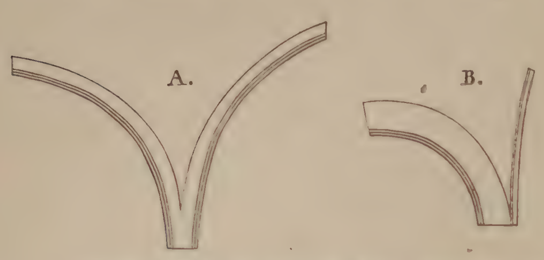


Fig. 14. Mediane Längslamellen aus einem beinahe ausgewachsenen Internodium von Coleus Blumei.

Neben der »Längsspannung«, die wir bis dahin in das Auge fassten, wird gewöhnlich auch eine »Querspannung« oder »Tangentialspannung« in einem specifisch verschiedenen Maasse ausgebildet. Diese Querspannung erreicht z. B. hohe Werthe bei dem secundären Dickenwachsthum, durch das die Rinde passiv gedehnt, also in ähnlicher Weise gespannt wird, wie ein Kautschukschlauch, den man über ein zu weites Rohr zieht. Ein isolirter Rindenring verkürzt sich desshalb in tangentialer Richtung und es bleibt nunmehr ein offener Spalt, wenn man den einseitig aufgeschnittenen Rindenring um den Holzkörper legt (Fig. 15). Da aber der Radialdruck im umgekehrten Verhältniss zum Krümmungsradius steht, so ergiebt sich aus diesem und der Intensität der Tangentialspannung der Druck, mit welchem die negativ gespannte Rinde gegen das Cambium und den Holzkörper wirkt (II, § 35).



Fig. 15. An einem Internodiumstück aus einem dreijährigen Zweig von Salix caprea wurde die Rinde abgeschält und dann wieder um den Holzkörper gelegt.

Durch die Verkürzung oder Verlängerung wird nur der Sinn, nicht aber die Energie der Gewebespannung (die Spannungsintensität) bestimmt, die annähernd durch das Gewicht (Zug oder Druck) bemessen wird, das nöthig ist, um das isolirte Gewebe auf die ursprüngliche Länge zu dehnen, bezw. zu compriniren. Die Elasticitätsverhältnisse der Wandungen und Gewebe sind aber in hohem Grade verschieden und aus den Mittheilungen in Kap. IV ist z. B. unmittelbar zu entnehmen, dass ein verholztes Gewebe nur in geringem Grade verlängert wird, selbst wenn es durch die Spannungsintensität bis an die Grenze der Tragfähigkeit in Anspruch genommen ist. Dem entsprechen auch die Erfahrungen, die zugleich lehren, dass das Mark und andere parenchymatische etc. Gewebe beim Isoliren zum Theil erhebliche Dimensionsänderungen erfahren. Uebrigens ist schon in II, § 17 hervorgehoben, dass die Elasticitäts- und Cohäsionsverhältnisse der Gewebe nicht allein von den Eigenschaften der Wandungen, sondern auch von anderen Verhältnissen (Form und Verkettung der Zellen, Turgorwechsel etc.) abhängen.

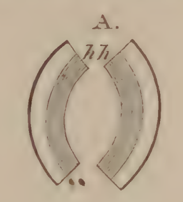
Die Längsspannung in turgescenten Stengeln und Blattstielen entspricht zumeist den schon angedeuteten Verhältnissen (Ueber Entwickelung und Veränderung der Spannung vgl. II, § 19). Diese kommen auch in den nachstehenden Zahlenwerthen zum Ausdruck, die von G. Kraus[1]) für die noch wachsenden und aus-

1) G. Kraus, Bot. Ztg. 1867, Anhang Tabelle I. Statt der absoluten Werthe sind die von Sachs (Lehrbuch, IV. Aufl., p. 768) berechneten Procentzahlen angeführt.

gewachsenen Stengelinternodien von Helianthus tuberosus ermittelt wurden. Die Messung wurde sogleich nach dem Isoliren der Gewebeschichten, also ohne zuvoriges Einlegen in Wasser ausgeführt. Die Länge des Internodiums ist = 100 gesetzt, die Verlängerung (+) und die Verkürzung (—) sind also in Procenten mitgetheilt. In Columne 2 ist die absolute Länge des Internodiums in mm angegeben.

	Nummer der Internodien	Länge der Internodien	Längenänderung der isolirten Gewebe in Proc. des ganzen Internodiums		
	I das jüngste	mm	Epidermis	Rinde + Holz	Mark
Helianthus tuberosus	I—IV	35,4	— 4,3	— 1,7	+ 6,8
	V—VI	70,8	— 1,7	0,0	+ 6,6
	VI—VII	113,5	— 0,9	— 0,4	+ 4,4
	VIII	91,3	— 0,5	0,0	+ 3,2

Auch in transversaler Richtung pflegt sich eine negative Spannung der Epidermis auszubilden und zwar auch in Stengeln, Blattstielen u. s. w., die kein secundäres Dickenwachsthum ausführen. In diesem Falle wird jedoch nach G. Kraus[1]) an dem losgelösten Rindenring (vgl. Fig. 15, p. 68) eine erhebliche Verkürzung erst beobachtet, nachdem die Verdickung des Internodiums begonnen hat. Diese tangentiale Verkürzung stieg z. B. in den Internodien des Stengels von Helianthus tuberosus bis zu 3,4 Proc., um mit höherem Alter wiederum abzunehmen (G. Kraus, l. c. Tab. V, Nr. 12). Allerdings wurde nicht in allen Fällen diese Regelmässigkeit im Entwickelungsgang der Tangentialspannung beobachtet. — Bei verschiedenen Holzpflanzen wurde von Krabbe[2]) nach Beginn des secundären Dickenwachsthums an dem losgelösten Rindenring eine tangentiale Verkürzung um 1,5—4,5 Proc. gemessen.



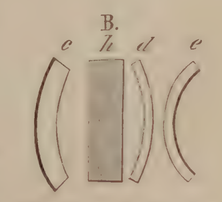


Fig. 16. Die Schnitte sind nach zuvorigem Einlegen in Wasser gezeichnet. (Vergrössert.)

Aehnliche Längsspannungen (und Querspannungen) bestehen auch in dem Grasknoten[3]) sowie in den Bewegungsgelenken der Blätter von Phaseolus, Mimosa etc.[4]) In der Fig 16 A, die eine mediane Längslamelle aus dem primären Gelenk des Blattes von Mimosa pudica vorstellt, zeigt die Krümmung nach dem Spalten an, dass der Holzcylinder *h* negativ, das umgebende Gewebe aber positiv gespannt sind. In diesem Parenchymgewebe ist die Epidermis wiederum negativ gegen das innere Gewebe gespannt, wie sich aus

Weitere Messungen z. B. bei Sachs, Experimentalphysiol. 1865, p. 468 u. s. w. — Mittheilungen über die Grösse der Krümmung bei Spaltung von Längslamellen (wie in Fig. 14, p. 68) bei Sachs, Lehrbuch, IV. Aufl., p. 769.

1) G. Kraus, l. c. p. 107, 115. Vgl. auch Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 271.

2) G. Krabbe, Sitzungsb. d. Berlin. Akadem. 1882, p. 1102; Wachsthum des Verdickungsringes 1884, p. 8.

3) Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1893, p. 400.

4) Millardet, Nouv. réch. s. l. périodicité d. l. tension 1869, p. 13; Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 18 u. Periodische Bewegungen 1875, p. 3.

der Krümmung ergiebt, die nach der Spaltung der Parenchymlamelle (Fig. 16 *B* bei *c* und *d*) eintritt.

Die Ausbildung der Gewebespannung ist übrigens nicht an eine ausgeprägte Gewebedifferencirung gebunden. So findet man z. B. in dem Fruchtkörper von Basidiomyceten u. s. w. eine negative Spannung der peripherischen Gewebeschichten[1]. Mit dem Hinzukommen der Gewebedifferencirung pflegen die Gefässbündel in Zugspannung zu gerathen. Das gilt auch für die Wurzel, in welcher allerdings nur eine schwache Längsspannung ausgebildet wird[2]). Wenn aber weiterhin durch die Wachsthumsthätigkeit des Rindengewebes eine Verkürzung der Wurzel bewirkt wird, dann werden, wie in II, § 4 mitgetheilt ist, die Spannungsverhältnisse umgekehrt, d. h. man findet nunmehr in dem Rindenparenchym eine negative, in dem Gefässbündelcylinder und in der Epidermis eine positive Längsspannung.

Sowie aus den Krümmungen, kann auch aus anderen Formänderungen auf die Vertheilung der Gewebespannung geschlossen werden. So wird z. B. auf einer Querschnittfläche durch das Hervorwölben der positiv gespannten und das Einziehen der negativ gespannten Gewebe eine wellige Oberfläche gebildet. Sehr schön ist dieses an den Grasknoten, an den Blattgelenken von Phaseolus, Mimosa etc., aber z. B. auch an älteren Wurzeln zu sehen[3]. Bei der Ausgleichung der Längsspannung wird zugleich die Querspannung mehr oder minder modificirt. Denn da mit der Verlängerung des comprimirten Markes der Durchmesser abnimmt, so wird dem entsprechend der vom Mark ausgehende Radialdruck vermindert. Ebenso muss der Rindendruck abnehmen, wenn durch die Ausgleichung der negativen Längsspannung der Durchmesser des Rindencylinders zunimmt. Diese und andere Verhältnisse sind natürlich bei der Ermittelung der Spannungsverhältnisse in den intacten Organen zu berücksichtigen. Wir haben indess nicht nöthig, auf solche physikalische Probleme einzugehen, die demjenigen bekannt sein müssen, welcher Forschungen auf diesem Gebiete anstellen will[4]).

Intensität der Spannung. Diese erreicht in einzelnen Fällen so hohe Werthe, dass sogar sehr widerstandsfähige Zellwandungen und Gewebe zerrissen oder zersprengt werden (vgl. II, § 9). Aber auch da, wo die Elasticitätsgrenze nicht überschritten wird, entspricht die vorhandene Spannung häufig einem Zug oder Druck von 5—15 Atmosphären und erreicht sogar noch höhere Werthe. So stellt sich z. B. die Tangentialspannung in der Rinde der Bäume häufig auf 10 Atmosphären, denn in den Versuchen von Krabbe[5]) war nicht selten für 1 mm² Querschnitt ein Gewicht von 100 g nöthig, um die isolirte Rinde wiederum auf die ursprüngliche Länge zu dehnen. Eine solche Zugkraft ist auch nicht selten nothwendig, um isolirte Längsstreifen von negativ gespannten Geweben auf die

---

1) Ueber Algen vgl. E. Küster, Sitzungsb. d. Berl. Akad. 1899, p. 819.

2) Sachs, Arbeit. d. Bot. Instituts in Würzburg 1873, Bd. I, p. 435. — Ueber die Spannungen in den unterirdischen Ausläufern von Yucca und Dracaena vgl. Sachs, Lehrbuch, IV. Aufl., p. 770.

3) Vgl. z. B. Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistungen 1893, p. 404; de Vries, Landwirth. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 41; Detlefsen, Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1878, Bd. II, p. 38.

4) Verschiedene Probleme sind in klarer Weise auseinander gesetzt bei Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 406, 414.

5) G. Krabbe, Sitzungsb. d. Berlin. Akad. 1882. Vgl. z. B. p. 1116 Vers. 30, wo für 2 mm² 200 g nöthig waren.

Länge des intacten Sprosses zu bringen[1]. Ferner musste N. J. C. Müller[2] einen Druck von 13½ Atmosphären anwenden, um das isolirte Mark von Helianthus auf der ursprünglichen Länge zu halten. Ebenso sind z. B. in den Bewegungsgelenken[3], in Grasknoten[4] u. s. w. sehr hohe Spannungsintensitäten ausgebildet.

Diese hohen Spannungen können nicht überraschen, da die wachsenden Organe mit gleicher Energie gegen eine äussere Widerlage wirken (II, § 35). Diese Widerlage bilden in der Pflanze die negativ gespannten Gewebe, auf die also ein Theil oder die gesammte Turgorenergie der positiv gespannten Gewebe übertragen wird[5]. Eine solche totale Uebertragung kommt z. B. in dem Parenchym der Grasknoten[6] und in dem Marke von Helianthus tuberosus zu Stande[7], während in anderen Fällen die Wandungen der positiv gespannten Gewebe nur theilweise entspannt werden[8], so dass nur ein Theil der vorhandenen Turgorenergie gegen die negativ gespannten Gewebe wirksam wird.

Die historische Entwickelung unseres Gegenstandes ist wesentlich mit dem Studium gewisser Bewegungsvorgänge verkettet. So wurden von Duhamel[9] und von Lindsay[10] die Bedeutung der Gewebespannung für bestimmte Krümmungen erkannt, die natürlich sehr schnell verlaufen können, wenn die zuvor geschaffene Spannung plötzlich in Action tritt. Allgemeine Betrachtungen über Spannungszustände finden sich bei Dutrochet[11], der die Turgorspannung und die aus dem Antagonismus von Geweben entspringenden Spannungen unterschied und ferner erkannte, dass Spannungsänderungen und Bewegungen sowohl durch Wachsthum, als auch durch Turgor und durch Imbibitionsänderung in der Wandung zu Stande kommen. Die Auffassungen Dutrochet's sind correcter, als die Ansicht von Hofmeister, welcher die Spannungsursachen wesentlich in den Zellwandungen und in deren Imbibitionszuständen suchte, die Bedeutung des Turgors aber unterschätzte und vielfach verkannte. Dagegen verdanken wir Hofmeister[12] werthvolle Aufschlüsse über das Vorkommen der Gewebespannung (auch der Schichtenspannung) und deren Ausbildung mit der Entwickelung der

---

1) Einige Versuche wurden bereits von Hofmeister angestellt (Pflanzenzelle 1867, p. 276; Flora 1862, p. 150). — Bei den Versuchen von G. Kraus (Bot. Ztg. 1867. Tab. p. 9) ist die Querschnittsfläche nicht bestimmt. — Zudem hat G. Kraus irrigerweise die Dimensionsänderungen der Gewebe als Maass der Spannungsintensität angesprochen.

2) N. J. C. Müller, Botan. Untersuch. 1872, Bd. I, p. 53.

3) Pfeffer, Die periodisch. Bewegungen d. Blattorgane 1875, p. 105, 111. Vgl. II, Kap. XII.

4) Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1893, p. 401.

5) Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1893, p. 426, 400, 380. Vgl. II, § 9, 35.

6) Pfeffer, l. c. p. 400.

7) R. Kolkwitz, Fünfstück's Beiträge z. wiss. Bot. 1897, Bd. I, p. 246. Vgl. II, § 9.

8) Pfeffer, l. c. p. 426, p. 380; Schwendener u. Krabbe, Jahrb. f. wiss. Bot. 1893, Bd. 25, p. 327; Kolkwitz l. c.

9) Duhamel, De l'exploitation des bois 1764, Bd. II, p. 479.

10) Lindsay, vgl. die Lit. in Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 3.

11) Dutrochet, Mémoires, Brüssel 1837, p. 225—235, u. d. folgend. Kap. Theilweise sind die hier mitgetheilten Auffassungen schon seit 1824 in verschiedenen Aufsätzen entwickelt. — Wenig bedeutungsvoll ist eine Arbeit Johnson's (Annal. d. scienc. naturell. 1835, II sér., Bd. 4, p. 321). Zwar wurde von diesem Forscher manches factische Spannungsverhältniss beobachtet, indess der Mechanismus nicht richtig erkannt.

12) Hofmeister, Jahrb. f. wiss. Botan. 1859, Bd. 2, p. 237; 1863, Bd. 3, p. 81. Flora 1862, p. 497. Pflanzenzelle 1867, p. 267 ff.

Organe. Diese Kenntnisse wurden dann durch Sachs[1]) und namentlich durch G. Kraus[2]) erweitert. Zur Klärung der Sachlage und zur richtigen Auffassung der Spannungen haben besonders die allgemeinen Erörterungen von Nägeli und Schwendener[3]) beigetragen.

§ 19. Entwickelung und Veränderung der Gewebespannung.

Bei der Behandlung des Wachsthums ist bereits erörtert, wie und warum sich durch die ungleichen Wachsthumsbestrebungen der Zellen und Zellcomplexe Gewebespannungen einstellen und ausbilden (II, § 9). Diese Spannungen können natürlich eine höhere Intensität erst dann erreichen, wenn (mit oder ohne Gewebedifferencirung) Zellen oder Gewebe formirt sind, die einem Zug oder Druck, also der Aussenleistung der schneller wachsenden und positiv gespannten Elemente, einen genügenden Widerstand entgegensetzen. Desshalb kommt in dem Urmeristem, in dem Spitzentheil der Wurzel, überhaupt in den plastischen Geweben (II, § 17) keine erhebliche Gewebespannung zu Stande. Diese nimmt aber mit der Gewebedifferencirung in dem Maasse zu, als in den Gefässbündeln u. s. w. Complexe geschaffen werden, die schliesslich ihr Wachsthum einstellen und befähigt sind, die hohen Aussenleistungen der positiv gespannten Gewebe zu tragen, denen durch einen genügenden Widerstand das fernere Wachsthum unmöglich gemacht wird (II, § 9).

Die so erzielten Spannungen erfahren gewöhnlich schon durch die eigene Thätigkeit der Pflanze weitere Veränderungen, die durch Modification des Turgors, durch Absterben von Geweben, durch Verdickung und Elasticitätsänderungen der Zellwand, durch interne Wachsthumsvorgänge u. s. w. bewirkt werden. So verliert z. B. das absterbende Mark seine positive Spannung, und die Zerreissungen bei dem Hohlwerden von Stengeln u. s. w. lehren, dass das Mark oder andere zuvor positiv gespannte Gewebe nunmehr unter Zugspannung stehen (II, § 9). Ferner wird mit dem Beginn des Dickenwachsthums die Querspannung verstärkt, und speciell in der Wurzel tritt mit dem Dickenwachsthum in Rinde und Holzkörper eine Umkehrung der bisherigen Längsspannung ein (II, § 4).

In anderen Organen wird die während des Wachsthums erworbene Spannung während der ganzen Lebensdauer bewahrt, wie z. B. in den Staubfäden der Cynareen und in den Gelenken von Mimosa, Phaseolus etc. In den meisten Fällen werden aber nach dem Auswachsen die Dimensionsänderungen reducirt, welche die Gewebeschichten bei dem Isoliren ausführen. Hieraus wurde mit Unrecht von G. Kraus (l. c.) gefolgert, dass die Intensität der Längsspannung während des Wachsens ein Maximum erreiche. Denn dasselbe Resultat wird ohne Verminderung der Spannungsintensität auch dann erzielt, wenn die Elasticität und die Dicke der Wandungen zunehmen. Jedoch dürfte, neben diesen Vorgängen in den ausgewachsenen Organen, vielfach eine gewisse Ausgleichung der Spannungen eintreten. Uebrigens ist anzunehmen, dass nicht selten durch eine Be-

---

1) Sachs, Experimentalphysiol. 1865, p. 465.

2) G. Kraus, Bot. Ztg. 1867, p. 105, u. 1871, p. 367; Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. 7, p. 209.

3) Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1867, I. Aufl., 402.

schleunigung des Wachsens transitorisch eine gewisse Steigerung der Spannung verursacht wird [1]).

Natürlich werden ebenso innerhalb der Wandung Spannungen erzeugt, wenn die Schichten ungleich wachsen oder in verschiedener Weise differencirt werden. Dass beides häufig vorkommt, wurde schon früher erwähnt (II, § 9). Bei dieser Gelegenheit ist auch mitgetheilt, dass nicht selten die Cuticula, überhaupt die äussere Wandschicht im Wachsen zurückbleibt, also negativ gespannt und endlich abgesprengt wird.

Dass die Cuticula negativ gespannt ist, erkennt man an der nach aussen gerichteten Krümmung einer Epidermislamelle aus dem Blatte von Hyacinthus, Agave etc. Denn diese Krümmung tritt nach dem Einlegen in Wasser auch an denjenigen Stellen ein, an denen allein die Aussenwand der Epidermiszelle vorhanden ist. Ebenso ergiebt sich eine negative Spannung der Cuticula aus den Krümmungen, die eintreten, wenn ein Querschnittring aus dem Internodium von Nitella, aus einem Pollenkorn etc. einseitig ausgeschnitten wird [2]). Ferner wird die ungleiche Beschaffenheit und Quellungsfähigkeit durch die Krümmungen, Drehungen u. s. w. angezeigt, die beim Trocknen und Wiederbefeuchten der isolirten Aussenwand der Epidermis, der Moosperistome, der Elateren, der Equisetumsporen etc. eintreten. Einiges über diese Vorgänge, sowie über die Bewegungen, welche durch die Verkettung von ungleich quellenden Zellen und Geweben erzeugt werden, wird in II, Kap. XII mitgetheilt. — Ueber die Spannungen in Stärkekörnern vgl. Nägeli, Die Stärkekörner 1858, p. 39; Nägeli und Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 430.

Wachsthum der isolirten Gewebe. Da sich die Gewebe nach der Isolation gewöhnlich nicht in höchster Turgescenz befinden, so pflegen sie sich nach dem Einlegen in Wasser zunächst noch weiter zu verlängern bezw. zu verkürzen. Nunmehr beginnt in denjenigen positiv gespannten Geweben, die in dem intacten Spross an der Ausführung des angestrebten Wachsthums gehindert waren, eine weitere Wachsthumsthätigkeit, durch die z. B. manche Markcylinder um 40 Proc. verlängert werden [3]). Wird aber das Wachsen durch Entziehen des Sauerstoffs (Pfeffer II, § 8) oder durch Einlegen in Wasser von 0° (Schwendener und Krabbe) [4]) sistirt, so tritt nur eine geringere Verlängerung ein, die mit der Herstellung der maximalen Turgescenz ihr Ende erreicht. Unter diesen Umständen führt auch der gespaltene Blüthenschaft von Leontodon taraxacum eine mässige Krümmung aus, während ohne die Hemmung der Wachsthumsthätigkeit allmählich eine spiralige Einrollung zu Stande kommt.

Es kann nicht überraschen, dass sich, wie Sachs [5]) fand, gewisse Theile des isolirten Markcylinders im dampfgesättigten Raume erheblich verlängern. Denn

---

1) Ueber die Spannungszustände während der Winterruhe vgl. G. Kraus, Bot. Zeitung 1867, p. 118.

2) Hofmeister, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 82; Pflanzenzelle 1867, p. 267.

3) G. Kraus, Bot. Ztg. 1867, p. 123; N. J. C. Müller, Bot. Unters. 1872, Bd. I, p. 51. — Bei dieser Verlängerung erfahren die Markcylinder von manchen Pflanzen eine geringe Abnahme des Durchmessers (A. Bateson, Annals of Botany 1890—91, Bd. 4, p. 117).

4) Schwendener u. Krabbe, Jahrb. f. wiss. Bot. 1893, Bd. 25, p. 327; Krabbe, ebenda 1896, Bd. 29, p. 450. Vgl. II, § 10.

5) Sachs, Lehrbuch 1874, IV. Aufl., p. 775; Vorlesung. über Pflanzenphysiol. 1887, II. Aufl., p. 584.

einen analogen Vorgang beobachtet man auch an einem in der Luft hängenden Spross, dessen jüngere Theile fortwachsen, indem sie die älteren Theile durch Wasserentziehung zum Welken bringen (I, p. 94).

Ausseneinflüsse. So gut wie Wachsthum, Turgor etc. werden auch die Spannungen in wachsenden und ausgewachsenen Organen transitorisch oder permanent modificirt. Es ist indess nicht nöthig, hier auf diese Verhältnisse einzugehen, da wir die zu Grunde liegenden physiologischen Reactionen weiterhin in den Wachsthums- und Bewegungsvorgängen zu besprechen haben. Auch genügt ein kurzer Hinweis auf die Erfolge, die bei Variation der Temperatur, des Wassergehaltes etc. in rein physikalischer Weise zu Stande kommen, da sich die Grundzüge zur Beurtheilung dieser Verhältnisse aus dem Mitgetheilten ergeben. Ebenso ist es selbstverständlich, dass sogar bei sehr ansehnlicher Variation der Spannungsintensität ein messbarer Effect dann ausbleiben kann, wenn den Wandungen eine sehr hohe Elasticität zukommt (vgl. II, Kap. XI).

Wassergehalt. Da die Wandungen in ungleichem Maasse gedehnt sind, da zudem die Straffheit dünnwandiger Zellen von dem Turgor abhängt (II, § 16—18), so treten mit der Abnahme des Wassergehaltes Verschiebungen und nicht selten sogar Umkehrungen der Spannungsverhältnisse ein. Gleichzeitig ändert sich das Volumen der Pflanzentheile und es kommt, wie G. Kraus[1]) nachwies, eine tägliche Schwellungsperiode in Baumstämmen, Früchten etc. zu Stande, in der unter den üblichen Transpirationsverhältnissen das Minimum des Wassergehaltes und des Volumens in den Tagesstunden eintritt (vgl. I, § 37, 40). Uebrigens beträgt bei Baumstämmen die Variation des Durchmessers meist weniger als 1 Proc.

Erst bei weitergehendem Wasserverlust wird den Wandungen Imbibitionswasser entzogen und dadurch eine Volumverminderung bewirkt, die in dem Holze, selbst bei völligem Austrocknen, nur eine Verkürzung um 0,1—2 Proc. hervorruft[2]), in stark gequollenen Wandungen (I, § 12) aber viel ansehnlicher ausfallen kann[3]). Auf diese Weise werden durch die sehr hohe Quellungsenergie (I, § 12) Spannungsintensitäten erzielt, die sogar zum Zerreissen des Holzes führen können.

Temperatur. Während die Ausdehnung der festen und flüssigen Körper, sowie die Veränderung des osmotischen Druckes durch die Temperatur (I, p. 120) nicht sehr in das Gewicht fallen[4]), kann durch die Eisbildung in der Pflanze eine weitgehende Erschlaffung erzielt werden (II, § 67). Durch ein solches Welken

---

1) G. Kraus, Die tägliche Schwellungsperiode d. Pflanze 1881 (Separat. a. Abhandlg. d. Naturf. Gesellsch. zu Halle, Bd. 15) und Annal. d. Jardin Botan. d. Buitenzorg 1895, Bd. 12, p. 210. Vgl. ferner P. Kaiser, Die tägliche Periodicität d. Baumstämme, Halle 1879; Reuss, Bot. Centralbl. 1893, Bd. 55, p. 348; J. Friedrich, Bot. Ztg. 1897, p. 369; Fr. Darwin, Annals of Botany 1893, Bd. 7, p. 485 (Früchte). — Dass die Stämme bei Wasserzufuhr an Umfang zunehmen, wurde schon festgestellt von Hales, Statik d. Gewächse 1748, p. 74; Duhamel, De l'exploitation des bois 1764, Bd. I, p. 331. — Ueber Jahresringe u. Rindendruck siehe II, § 35.

2) R. Hildebrand, Annal. d. Physik u. Chemie 1888, N. F. Bd. 34, p. 395. Nach Villari (ebenda 1868, Bd. 133, p. 412, 417) ist die Verlängerung in radialer Richtung viel ansehnlicher als in longitudinaler Richtung. Nach diesem Forscher gilt dasselbe für die Ausdehnung des Holzes durch Wärme. Weitere Lit. bei Nördlinger, Die technischen Eigenschaften d. Holzes 1860; Hartig, Holz d. Nadelbäume 1883, p. 101; Kitao, Bullet. of imp. univers. College of Agriculture of Tokio 1898, Bd. III, p. 299 u. s. w.

3) Ueber hygroskopische Bewegungen vgl. II, Kap. XII.

4) Vgl. True, Annals of Botany 1895, Bd. 9, p. 399.

werden demgemäss bei genügender Kälte Stellungsänderungen bewirkt, die sogar bei Holzpflanzen zu einer ansehnlichen Senkung der Aeste führen können[1]).

Andererseits kommen aber auch durch physiologische Reactionen, als Folge der Verschiebung des Turgors oder der Wachsthumsthätigkeit, ansehnliche Krümmungen und Stellungsänderungen zu Stande (II, Kap. XII). Auf diese Weise wird vermuthlich bei verschiedenen Pflanzen bei Erniedrigung der Temperatur ebensowohl eine Abnahme als eine Zunahme der Turgorspannung vorkommen und es ist möglich, dass die Senkungen und Erschlaffungen, die zum Theil ohne Eisbildung und sogar schon bei + 1—2° C. beobachtet wurden, als Folge einer physiologischen Depression des Turgors entstanden. Jedoch fehlen in dieser Hinsicht kritische Untersuchungen, und jedenfalls tritt eine solche physiologische Depression nicht allgemein bei einer Erniedrigung der Temperatur bis zu dem Gefrierpunkt ein[2]).

Die hohen Spannungen, die bei starkem Froste zur Bildung von Frostrissen führen, werden nicht allein durch die Contraction in Folge der Temperaturerniedrigung, sondern auch durch die Herabsetzung des Quellungszustandes erzielt, die in Folge der Wasserentziehung durch die Eisbildung zu Stande kommt[3]).

Die anderweitigen physiologischen Reactionen, z. B. die Spannungsänderungen beim Etioliren (II, § 24) oder in den durch den Lichtwechsel u. s. w. erzielten Bewegungen (II, Kap. XII) finden bei Behandlung dieser Vorgänge Berücksichtigung.

---

1) H. R. Göppert, Wärmeentwickelung 1830, p. 112; Gefrieren u. Erfrieren 1883, p. 10; Hofmeister, Zelle 1867, p. 279; Moll, Influence d. l. gelée s. l. plantes toujours vertes 1880, p. 9. (Separatabz. aus Archiv. Néerlandaises, Bd. 9.) Vgl. ferner Wille, Bot. Centralbl. 1884, Bd. 18, p. 220; Johow, Bot. Jahrb. 1888, p. 525; Vöchting, Berichte d. Botan. Gesellsch. 1898, p. 51; Geleznow, Rech. s. l. quant. et l. répartit. d. l'eau d. l. tige d. plant. ligneuses. Mélang. biolog. t. d. Bullet. d. l'Acad. d. St. Pétersbourg 1872, Bd. 9, p. 667. Aeltere Literatur ist hier citirt. Vgl. auch Bot. Ztg. 1867, p. 383.

2) Vgl. Bd. I, p. 120. Da sich bei Abkühlung auf 0° die sehr dehnbaren Staubfäden der Cynareen (II, § 16 u. Kap. XII) nicht messbar verkürzen und in den Gelenken von Mimosa die Biegungsfähigkeit (II, Kap. XII) nicht sinkt, so findet in diesen Objecten eine ansehnliche Depression des Turgors nicht statt. — Die in der erwähnten Literatur mitgetheilten Beobachtungen sind schon desshalb unzureichend, weil zumeist nicht constatirt ist, ob die Stellungsänderung die Folge einer Erschlaffung war oder ob die Erfolge nicht durch unzureichende Wasserzufuhr erzielt wurden (Physiol. I, p. 213). Auch die Versuche von G. Kraus (Bot. Ztg. 1867, p. 124), nach denen (nach den Dimensionsänderungen beim Isoliren beurtheilt) bei Erniedrigung der Temperatur von 38 auf 14° nur eine geringe, beim Erniedrigen unter + 7° aber eine erhebliche Abnahme der Gewebespannung eintreten soll, bedürfen einer näheren Aufklärung. — Durch die Versuche von Krabbe (Jahrb. f. wiss. Bot. 1896, Bd. 29, p. 447) ist in Wirklichkeit nicht erwiesen, dass bei 0 — + 5° die Wasseraufnahme in die Zelle durch eine physiologische Reaction herabgesetzt wird (Vgl. Bd. I, p. 120, Anmkg. sowie p. 212). Die Ansicht dieses Autors, nach der bei 0 — + 5° die Plasmahaut eine völlige Ausgleichung des Filtrationsdruckes verhindere, ist nach den in meinem Institut von Herrn Fr. v. Rysselberghe vorgenommenen Untersuchungen unrichtig. Es wird dieses schon dadurch erwiesen, dass die plasmolytische Wirkung einer Lösung bei 0 wie bei 15° C. denselben Effect (Beginn d. Plasmolyse) hervorruft.

3) Vgl. II, § 68. Thatsachen z. B. bei Göppert, Erfrieren d. Pflanzen 1883, p. 14; H. Müller-Thurgau, Landwirth. Jahrb. 1886, Bd. 15, p. 483; Th. Hartig, Forstlich-naturwiss. Zeitschrift 1894, p. 255; Frank, Krankheiten d. Pflanzen, II. Aufl. 1895, Bd. I, p. 210. — Duhamel (De l'exploitation d. bois 1764, Bd. I, p. 324) bestimmte schon die geringe Abnahme des Umfangs beim Gefrieren.

Kapitel VI.

Die Beeinflussung der Wachsthumsthätigkeit durch die Aussenbedingungen.

Abschnitt I.

Allgemeines.

§ 20. Die formalen Bedingungen.

Wie schon in der Einleitung (I, Kap. I) in allgemeinen Zügen dargelegt wurde, bedarf es zur Entfaltung der Lebensthätigkeit immer des Zusammenwirkens verschiedener äusserer Factoren, durch deren Ausmaass demgemäss die Wachsthumsthätigkeit und die Entwickelung der Pflanze zeitlich geregelt sowie in formaler Hinsicht mehr oder minder modificirt wird. Zu den unter allen Umständen unerlässlichen Bedingungen gehört die Gewinnung derjenigen Nährstoffe, die für den in Bd. I besprochenen Bau- und Betriebsstoffwechsel nothwendig sind, der aber, sowie das Wachsthum, nur vor sich geht, sofern Wasser und Wärme in zureichendem Maasse geboten sind. Dagegen ist das Licht zwar für die grünen Pflanzen, jedoch nicht für alle Organe dieser und ferner nicht für diejenigen chlorophyllfreien Pflanzen nothwendig, die in vollkommener Dunkelheit dauernd gedeihen. Ferner haben wir bereits als Beispiele von specifisch verschiedenen Eigenschaften und Bedürfnissen kennen gelernt, dass der freie Sauerstoff, sowie das Calcium nicht für alle Organismen nothwendig sind (I, § 94, 73), dass gewisse Kohlenstoffverbindungen nur für gewisse Pflanzen eine zureichende Nahrung abgeben (I, § 67). Zudem stellen die verschiedenen Pflanzen in quantitativer Hinsicht an Temperatur, Nahrung, Licht, überhaupt in Bezug auf die allgemein und nicht allgemein nothwendigen Factoren verschiedene Ansprüche.

Die Lebens- und Wachsthumsthätigkeit wird ferner durch Eingriffe beeinflusst, die zum Gedeihen nicht nothwendig sind, und zwar auch durch solche, die unter den natürlichen Verhältnissen nicht vorkommen. So gehört zu den formalen Lebensbedingungen auch das Fehlen von Giften und anderen Agentien, durch die das Leben vernichtet wird. Bei genügender Abschwächung der Einwirkung eines solchen Agens wird ein langsames und kümmerliches Gedeihen ermöglicht. Da aber durch den benachtheiligenden Eingriff in dem Organismus Gegenreactionen hervorgerufen werden, so ist bei richtiger Verminderung des schädigenden Eingriffes im allgemeinen eine Beschleunigung der Stoffwechselthätigkeit (I, § 104) und vielfach auch der Wachsthums- und Bewegungsthätigkeit zu bemerken (Bspl. u. a. in II, § 30, 36). Das macht sich in Verbindung

mit einer besonderen formativen Thätigkeit auch in den durch Verletzung veranlassten Reactionen bemerklich (II, § 38). Diese, sowie die heliotropischen, geotropischen, nyctitropischen etc. Reactionen sind zwar für den Organismus, da, wo es darauf ankommt, von wesentlicher Bedeutung, jedoch ist die Inanspruchnahme dieser und mancher anderer Fähigkeiten, sind also die bezüglichen äusseren Eingriffe nicht unbedingt nothwendig, da die Pflanze auch gedeiht, wenn Verletzungen vermieden sind oder wenn sie nicht genöthigt ist, durch ihre Reizbewegungen die richtige Lage oder den Schutz ihrer Organe herzustellen. Thatsächlich vermag wohl ein jedes äusseres Agens bei genügender Intensität irgend einen Einfluss auf die Thätigkeit des Organismus auszuüben und irgend ein Effect dürfte auch noch durch magnetische Wirkung (sicher wenigstens indirect) zu erreichen sein (vgl. II, § 28).

In jedem Falle ist aber, wie wir bereits in Bezug auf die unentbehrlichen Elementarstoffe hörten (I, § 73), das Zusammenwirken der verschiedenen Factoren nothwendig und entscheidend. Desshalb tritt schon Hemmung und Stillstand des Wachsens ein, wenn nur die Temperatur oder nur der Wassergehalt abnimmt. Ebenso kann man im Frühjahr sehen, dass eine kräftige Entwickelung der Vegetation erst mit der Zunahme der Temperatur beginnt, obgleich zuvor alle übrigen Bedingungen geboten wurden.

Der Erfolg hängt eben immer von der jeweiligen Receptions- und Actionsfähigkeit, oder wie man auch sagen kann, von der herrschenden Stimmung ab (I, § 3). Weil sich diese mit dem Wassergehalt, mit der Nahrungsmenge, überhaupt durch die verschiedensten Ausseneinflüsse ändert, so hat z. B. die Variation der Temperatur mindestens in quantitativer Hinsicht nicht denselben physiologischen Effect auf die welke und auf die turgescente, auf die gut ernährte und auf die hungernde Pflanze. Uebrigens bieten viele Reizbewegungen sehr anschauliche Beispiele dafür, dass durch die Modification der Stimmung der Reactionserfolg weitgehend verändert und sogar umgekehrt wird (I, § 3; II, Kap. XI—XIII). Desshalb hat die empirische Bestimmung des Verhältnisses zwischen der Variation eines Factors und der physiologischen Reaction zunächst nur für eine bestimmte Combination der übrigen Factoren Giltigkeit, und aus der Kenntniss eines solchen Verhältnisses für zwei verschiedene Factoren lässt sich nicht immer der Erfolg voraussagen, der bei gleichzeitiger Veränderung dieser beiden Aussenbedingungen eintritt.

Eine Veränderung und ein Stillstand des Wachsens muss schon dann zu Stande kommen, wenn durch die Aussenbedingungen nur eine der verschiedenen Partialfunctionen genügend alterirt wird, aus deren Zusammengreifen die Wachsthumsthätigkeit resultirt (II, § 7). In der That bewirkt eine Erhöhung der Temperatur über das Optimum die Verlangsamung und endlich den Stillstand des Wachsthums, obgleich die Athmungsthätigkeit erheblich gesteigert wird (I, § 104), und in den Aeroben ist noch ein lebhafter Stoffumsatz thätig, nachdem durch die Entziehung des Sauerstoffs das Wachsthum sistirt ist (I, § 99). Dieses wird auch nicht durch eine mässige Chloroformwirkung aufgehoben, durch welche verschiedene Bewegungsvorgänge in Organen und im Protoplasten ausgeschaltet werden. Ein völliges Erlöschen aller physiologischer Thätigkeit wird in der Pflanze vielleicht nur durch eine sehr tiefe Temperatur und ausserdem durch das Austrocknen bewirkt (II, § 64).

Zur Kennzeichnung des bewirkenden äusseren Agens pflegt man von Wärmestarre, Kältestarre, Trockenstarre zu reden, während man mit Sachs[1]) durch Thermotonus, Phototonus etc. ein Agens namhaft macht, das zur Herstellung und Erhaltung des actionsfähigen Zustandes nothwendig ist.

Obgleich das Wachsthum immer von dem Zusammengreifen verschiedener Factoren abhängt, verfährt man doch methodisch correct, wenn man zunächst bei Constanz aller übrigen Factoren den Einfluss untersucht, den die Variation eines der äusseren Factoren zur Folge hat. Sofern dieser Factor unentbehrlich ist, andererseits aber bei einer zu intensiven Einwirkung die Pflanze schädigt (was bei Temperatur, Sauerstoff, Concentration der Nährlösung etc. zutrifft), ist Wachsthum nur zwischen den beiden specifisch verschiedenen Grenzwerthen, dem Minimum und dem Maximum möglich. Mit dem Ueberschreiten des Minimums der Temperatur, des Nährstoffes etc. steigt aber bekanntlich die Wachsthumsthätigkeit, um nach Erreichung eines verschieden gelegenen Maximalwerthes, dem Optimum, bis zu dem oberen Grenzwerthe, dem Maximum, abzunehmen.

Ein derartiger Verlauf der Curve ergiebt sich übrigens auch für einen nicht nothwendigen Eingriff, der zunächst in der schon erwähnten Weise eine Beschleunigungsreaction hervorruft, die erst bei einer gewissen Intensität der Einwirkung (nach Ueberschreitung der Schwelle) merklich, mit steigender Intensität aber endlich wieder verlangsamt wird. Ueberhaupt wird die graphische Darstellung der meisten physiologischen Reactionen in der Hauptsache eine analoge Curve liefern, in der indess die Cardinalpuncte für die verschiedenen Partialfunctionen, sowie für die verschiedenen Agentien theilweise sogar eine recht verschiedene Lage einnehmen. Indess muss sich nicht gerade in allen Fällen und in allen Partialfunctionen ein ausgesprochenes Optimum einstellen. Dieses fehlt z. B. in der Athmungscurve, die mit der Temperatur bis zum Eintritt der Schädigung ansteigt, während die Curve der Kohlensäureassimilation unter denselben Umständen ein Optimum zeigt (I, Fig. 50, p. 321)[2]).

Aus dem Gesagten ergiebt sich ohne weiteres, dass die Wachsthumscurve keineswegs mit der Curve der Partialfunctionen zusammenfallen muss, von denen z. B. mit steigender Temperatur die Athmungsthätigkeit erst den Höhepunct erreicht, nachdem, in Bezug auf das Wachsthum, das Optimum längst überschritten und vielleicht gänzlicher Wachsthumsstillstand eingetreten ist. Für das beste Gesammtgedeihen der Pflanze wird aber auch nicht immer am günstigsten diejenige Constellation der Factoren sein, bei welcher die grösste Wachsthumsschnelligkeit entwickelt wird. In der That ist bekannt, dass eine üppige vegetative Entwickelung das Blühen verhindert und dass bei gewissen Algen und Pilzen der ganze Entwickelungscyclus, also die Entfaltung der gesammten formativen Fähigkeiten, nur bei einem entsprechenden Wechsel der Aussenbedingungen zu Stande kommt (vgl. II, Kap. IX). Im allgemeinen giebt

---

1) Sachs, Flora 1863, p. 449. Vgl. auch Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 195.

2) Vgl. L. Errera, Essais d. philosoph. bot. L'optimum 1895 (Sep. a. Rev. d. l'Univers. d. Bruxelles Bd. I). Weiteres über das Verhältniss am Reizzuwachs u. Action, sowie über das sog. Weber'sche Gesetz vgl. II, Kap. XI—XIII.

es also für das vortheilhafteste Gedeihen ein »ökologisches Optimum«[1]), das aber mit der Entwickelung und in Bezug auf die zu erreichenden Ziele und Zwecke Verschiebungen erfährt. Je nachdem der Mensch z. B. als die Hauptaufgabe eines Mucor die Bildung der sporangientragenden Schimmelform oder der gährungsthätigen Hefeform ansieht, werden verschiedene Constellationen als optimal erscheinen. Diese allgemeinen Erörterungen gelten ebenso, wenn alle Factoren bis auf einen constant oder alle variabel sind. Denn auch im ersteren Falle wird je nach dem Ausmaass dieses einen Factors die optimale Leistung in Bezug auf Wachsthumsschnelligkeit, Samenproduction etc. zu Stande kommen oder nicht erreicht werden[2]).

Da die Cardinalpuncte in gewissen Grenzen variiren, so sind sie immer nur bedingungsweise und annähernd bestimmbar. Es folgt das schon daraus, dass das Wachsthum zunächst noch unter Bedingungen fortschreitet, in denen mit der Zeit der Organismus zu Grunde geht. Je nachdem das auf die Dauer zulässige Maximum nur minimal oder erheblicher überschritten wird, tritt z. B. bei Erhöhung der Temperatur in giftigen Lösungen u. s. w. erst nach langer Zeit oder sehr bald der Wachsthumsstillstand ein (II, § 63, 64). Ferner wird je nach der Natur der Nährlösung und der Eigenschaften eines temporär anaeroben Organismus das Wachsthum nach Entziehung des Sauerstoffs nur kurze oder lange Zeit fortgesetzt (I, § 105). Auch treten in den lichtbedürftigen Organen zuweilen erst nach einer mehrtägigen Verdunkelung pathologische Störungen der Wachsthumsthätigkeit ein. Diese Fähigkeit des Organismus, extreme Einflüsse während einer gewissen Zeit ohne Schaden zu ertragen, ist für das Gedeihen und für die Erhaltung unter den in der Natur gebotenen Bedingungen von hoher Bedeutung. Ja es würde z. B. speciell eine lichtbedürftige Pflanze bei dem täglichen Beleuchtungswechsel gar nicht existiren können, wenn die Entziehung des Lichtes in kurzer Zeit das Absterben zur Folge hätte.

Von Bedeutung für die Pflanze und für die Lage des Maximums oder Minimums ist ferner die Fähigkeit des Organismus, sich bis zu einem gewissen Grad zu accommodiren. So kann man durch allmähliche Steigerung der Dosis einen Organismus an Giftmengen gewöhnen, die zuvor tödtlich wirkten (II, § 72). Auch vermögen sich Organismen an concentrirtere Lösungen (II, § 33), an zunächst unzulängliche Mengen von Sauerstoff (I, p. 547) und bis zu einem gewissen Grad auch an höhere oder niedere Temperaturen zu accommodiren (II, § 22). Eine Modification der Eigenschaften kann aber auch durch den Complex der übrigen Factoren bewirkt werden. Durch die Veränderung dieser Constellation erfährt desshalb die für ein einzelnes Agens giltige Lage der Cardinalpuncte entweder nur eine minimale oder eine merkliche Verschiebung, die besonders auffällig sich darin kund giebt, dass durch das Austrocknen die Resistenz gegen Temperatur und andere Einflüsse im hohen Grade gesteigert wird (II, § 70).

Aus dem Obigen ergiebt sich schon, dass bei der Variation eines Agens der Uebergang in die neue Gleichgewichtslage je nach Umständen schnell oder langsam vollzogen wird und dass demgemäss die Nachwirkung der bisherigen Verhältnisse längere oder kürzere Zeit dauert. Ich erwähne desshalb nur, dass

---

1) Schimper, Pflanzengeographie 1898, p. 50.

2) Vgl. Wollny, Forschung a. d. Gebiete der Agriculturphysik 1897, Bd. 20, p. 53.

die der veränderten Temperatur entsprechende Wachsthumsschnelligkeit meist schnell, das dem Lichtwechsel entsprechende Tempo aber oft langsam angenommen werden. Jedoch wird, wie auch in anderen Fällen, durch einen plötzlichen Wechsel der Temperatur, der Concentration u. s. w. eine gewisse Störung erzielt, die häufig durch eine transitorische Verlangsamung oder Beschleunigung des Wachsens oder durch eine Succession beider Reactionen bemerklich wird. Uebrigens ist es nicht nöthig, in unseren allgemeinen Betrachtungen auf diese und andere Beziehungen, wie z. B. auf die intermittirende Wirkung eines Agens etc. einzugehen, da diese Verhältnisse in principieller Hinsicht schon an anderer Stelle (I, § 3) besprochen und zum Theil auch schon in Obigem gestreift wurden.

Die äusseren Eingriffe kommen aber nicht nur als Bedingungen für die Ermöglichung und Regulirung der angestrebten Wachsthumsthätigkeit, sondern unter Umständen auch als Reize in Betracht, durch welche die schlummernde Wachsthumsbefähigung erst erweckt wird. Das geschieht z. B. in den durch Verletzung hervorgerufenen Reactionen (II, § 38), oder bei der frühzeitigen Aufhebung der Winterruhe durch Chloroformiren (II, § 60). Auch bedarf es bestimmter chemischer Reize, um in gewissen Samen und Sporen das Keimen zu veranlassen, und es ist desshalb nicht wunderbar, dass auf die Sporen mancher Schimmelpilze die in der Nährlösung vereinten Stoffe als anregender Reiz wirken (II, § 30). In allen diesen Fällen handelt es sich um die Beseitigung einer Wachsthumshemmung, die, ausser durch das selbstregulatorische Walten, auch durch Ausseneinflüsse, bei den Nitrobacterien sogar durch kleine Quantitäten eines zumeist ausgezeichneten Nährstoffes, des Zuckers, verursacht wird (II, § 30).

§ 21. Allgemeines über formative Wirkungen.

Durch die Veränderung der äusseren Einflüsse wird nicht nur die Wachsthumsschnelligkeit modificirt, sondern auch die formative Thätigkeit, und zwar in manchen Fällen in sehr auffälliger Weise, beeinflusst. So fallen die Wasser- und Landformen[1], ferner die auf den verschiedenen Wirthen entstehenden Generationsabschnitte eines heteröcischen Pilzes theilweise so verschieden aus, dass man ohne Kenntniss des Zusammenhangs verschiedene Arten vor sich zu haben glaubt (vgl. auch I, § 4). Uebrigens wurde schon in § 20 hervorgehoben, dass bei gewissen Pflanzen bestimmte Entwickelungsabschnitte, somit auch die Neubildung und Fortbildung von Organen durch die äusseren Bedingungen ausgeschaltet oder umgekehrt veranlasst werden. Ferner werden bei der Bildung von Gallen, bei der Reaction auf Verwundungen aussergewöhnliche Productionsthätigkeiten entfaltet, die zugleich zeigen, dass ausser diffusen (allseitigen), auch localisirte und einseitige Wirkungen auffallende Erfolge haben können. Das ist auch der Fall, wenn durch die einseitige Wirkung von Licht, Schwerkraft, Feuchtigkeit und anderen Agentien eine asymmetrische Wachsthumsthätigkeit hervorgerufen wird, sei es dass diese zu einer dorsiventralen Verdickung, oder Productionsthätigkeit oder zu Krümmungen führen, die vielfach

1) Dahin gehört auch die Sporangien- und Hefeform von Mucor etc.

von hoher Bedeutung für die richtige Orientirung der Pflanze und ihrer Organe sind.

Der innere Bau wird natürlich bei der äusseren Ausgestaltung in Mitleidenschaft gezogen, kann aber unter Umständen auch noch nachher gewisse formative Reactionen ausführen[1]). Das geschieht z. B., wenn in den äusserlich ausgewachsenen Organen durch eine interne Verletzung Wundreactionen hervorgerufen werden, oder wenn durch einen Zug eine Verstärkung der mechanisch wirksamen Wandungen (II, § 36), oder durch Steigerung der Transpiration eine weitere Ausbildung der Cuticula (II, § 34) veranlasst werden. Da aber der Organismus im allgemeinen mit zweckentsprechenden Reactionen antwortet, so ist es ökologisch verständlich, dass nicht selten durch verschiedenartige Ausseneinflüsse ein ähnlicher Erfolg bewirkt wird. Das trifft z. B. zu, wenn durch den Mangel an Nahrung oder Wasser, überhaupt durch ungünstige Vegetationsbedingungen die Neigung zur Formation von Dauerzuständen oder Fortpflanzungsmitteln (Sporen, Blüthen etc.), also zu Reactionen erweckt wird, die auf Erhaltung und Fortpflanzung der Art berechnet sind. Auch werden die durch verschiedene Reize erzielten tropistischen Bewegungen in gleicher Weise, d. h. durch die Krümmung eines Organes ausgeführt.

In den besprochenen Erfolgen handelt es sich um Reactionen, die in Bezug auf die Aussenbedingungen einen Vortheil gewähren, und im allgemeinen wird man auf eine sichtbare und auffällige formative Aenderung durch ein äusseres Agens gerade dann rechnen dürfen, wenn auf diese Weise ein Vortheil zu gewinnen ist. Dementsprechend werden auch z. B. durch das Licht, dessen Ausnutzung im hohen Maasse von der Lage und der Form der Organe abhängt, sehr auffällige formative Wirkungen hervorgebracht, während die Wärme in dieser Hinsicht wenig wirkungsvoll zu sein pflegt, da, abgesehen von der Erwärmung durch Insolation, keine Form der Organe vermeiden kann, dass die Pflanze endlich die Temperatur der Umgebung annimmt (II, § 22)[2]).

Alle diese sichtbaren und unsichtbaren Reactionen und Accommodationen gehen aber nur soweit, als es die erblich überkommenen Fähigkeiten gestatten, die bei nicht wenigen Pflanzen allgemein, oder gegenüber einem bestimmten Agens, einen eng begrenzten Spielraum aufzuweisen haben. Diese Pflanzen, die ebenfalls stets berücksichtigt werden müssen, sind also insofern unpractisch ausgestattet, als sie in Verhältnissen, unter denen andere Pflanzen gut gedeihen, kümmerlich fortkommen oder zu Grunde gehen. Da aber solche Pflanzen und ihre Nachkommen seit Jahrtausenden immer wieder unter ungünstige Bedingungen geriethen, so kann man daraus, wie aus anderen Erfahrungen entnehmen, dass nicht eine jede Organisation in gleicher Weise befähigt ist, unter dem Ein-

---

1) Ueber innere Wachsthumsthätigkeit in äusserlich ausgewachsenen Organen vgl. Bd. II, § 1. — Angaben über die Variation des anatomischen Baues bei mehr oder minder kräftiger oder bei abnormer Entwickelung, also auch bei Beeinflussung der Entwickelung durch Aussenverhältnisse, finden sich mehrfach in anatomischen Schriften. Vgl. P. Schumann, Bot. Centralbl. 1891, Bd. 45, p. 357. Siehe ferner die folgenden Paragraphen dieses Kapitels und die dort citirte Literatur.

2) Bei Bildung von Sporen etc. wirken die Temperaturextreme z. B. durch die Schaffung ungünstiger Bedingungen. Ueber die durch Wärme veranlasste Bewegung, die Schutzbedeutung haben, vgl. II, Kap. XII.

fluss der immer von neuem wiederholten Inanspruchnahme allmählich bestimmte Eigenschaften (Anpassungen) weitgehend auszubilden und in erblicher Weise zu fixiren (vgl. II, Kap. VIII).

In jedem Falle sind aber Wachsthum, Gestaltung, Bewegungen physiologische Leistungen, die durch die Eigenthätigkeit des Organismus erzielt werden und die natürlich ebensogut wie die Leistungen in und durch Mechanismen von den äusseren Bedingungen abhängen. Denn in beiden Fällen wird die Betriebsenergie aus der Aussenwelt bezogen, durch die ausserdem in mannigfacher Weise durch einen oder durch einige Eingriffe (Auslösungen, Verstellungen, Umschaltungen etc.) bewirkt werden kann, dass die Betriebsenergie in der ganzen Pflanze oder localisirt in höherem oder geringerem Grade entwickelt oder nutzbar gemacht wird, dass also auch dann, wenn die Betriebsenergie voll zur Verfügung steht, die Gesammtthätigkeit oder einzelne der Leistungen des Mechanismus und des Organismus verlangsamt oder zum Stillstand gebracht oder in andere Bahnen gelenkt werden, dass folglich auch bis dahin ruhende potentielle Fähigkeiten in Action treten oder ausgeschaltet werden. Bei richtiger Würdigung dieser Beziehungen ist es selbstverständlich, dass ohne eine genügende Einsicht in die maassgebenden inneren Constellationen (Bau, Verkettungen etc., vgl. I, Kap. I; II, Kap. VII) ein volles causales Verständniss der Thätigkeit und der Leistungen, somit auch der physiologischen Reactionen unmöglich ist.

Somit ist dann, wenn wir von Photomorphose, Chemomorphose etc.[1]) reden, zunächst nur dasjenige äussere Agens gekennzeichnet, dessen Variation zu einer Veränderung der formativen Thätigkeit führt, jedoch (ebenso wie bei dem Heliotropismus) in keiner Weise eine Kenntniss der ersten Wirkung des Agens im Organismus und der sich anschliessenden, zum Ziele führenden physiologischen Vorgänge vorausgesetzt oder gewonnen. Diese physiologische Thätigkeit ist und bleibt das Schaffende und Gestaltende, und folglich sind alle Gestaltungen das Product einer Automorphose, die aber durch den Einfluss von Licht, Schwerkraft etc. (die ja selbst nur veranlassend, aber nicht mechanisch formend wirken) nach Maassgabe der Eigenschaften des Organismus mehr oder minder in andere Bahnen gelenkt wird. Mit diesem kurzen Hinweis dürfen wir es hier bewenden lassen, da die maassgebenden Fundamente allgemein in Bd. I, Kap. I behandelt wurden (vgl. auch II, § 39). Aus dieser allgemeinen Darlegung ist zugleich zu ersehen, dass sehr mannigfache und verwickelte Verhältnisse obwalten, die u. a. dadurch sehr complicirt werden, dass dasselbe Agens auf verschiedene Thätigkeiten und Partialfunctionen influiren kann, dass die Reactionsfähigkeit (Stimmung) des Organismus und seiner Organe selbstthätig und durch die äusseren Bedingungen modificirt wird, und dass der Einfluss nicht auf die direct betroffene Stelle beschränkt bleibt (II, Kap. VII). Ferner ist dargethan, dass zu den formalen Bedingungen ebensowohl die Nahrung, d. h. die Zuführung von Bau-

---

1) Vgl. Bd. I, p. 20. Da die dort vorgeschlagene Bezeichnung Heteromorphose von Loeb (Unters. z. physiol. Morphol. d. Thiere. I. Heteromorphose 1891, vgl. O. Hertwig, Die Zelle u. d. Gewebe 1898, p. 182) speciell für Ersatzneubildungen an ungewöhnlichen Orten oder in ungewöhnlicher Form verwandt ist, so dürfte es sich empfehlen, als generelle Bezeichnung der formativen Aussenwirkung »Xenomorphose« oder wohl besser Aitiomorphose (ἀίτιος, Anstifter) zu benutzen. Im analogen Sinne sind dann Aitionom, aitiogen, Aitiotropismus, Aitionastie etc. zu gebrauchen.

material und Betriebsenergie zählt, als auch Factoren, die nur bedingend und dirigirend wirken. Zu diesen gehört z. B. die Temperatur, die beim Erwärmen einer kältestarren Pflanze die Entfaltung der Thätigkeit ermöglicht, also nur auslösend wirkt, aber nicht die Energie für die Arbeitsleistungen des Organismus liefert (vgl. II, letztes Kap.).

Wie die verschiedenen Pflanzen besitzen auch die verschiedenen Organe einer Pflanze ein ungleiches Reactionsvermögen, sind also, um mit Sachs[1]) zu reden, anisotrop. Eine Anisotropie wird u. a. durch die ungleiche geotropische Reaction von Stengel und Wurzel, aber ebenso durch das physiologisch verschiedene Verhalten der Ober- und Unterseite dorsiventraler Organe angezeigt. Ueberhaupt ist häufig mit einer wahrnehmbaren morphologischen oder anatomischen Differenz eine physiologische Differenz, also Anisotropie verknüpft, die aber nicht immer durch die sichtbare Structur angezeigt wird.

Sofern Anisotropie vorhanden ist, kann schon durch eine allseitig gleiche Einwirkung (einen diffusen Reiz), an den Polen oder Flanken oder an irgend einer Stelle eines Organes (ebenso einer Zelle), eine ungleiche Reaction verursacht werden, die z. B. bei dorsiventralen Organen durch eine Krümmung, eine einseitige Verdickung oder Productionsthätigkeit bemerklich wird. Um solche und andere Reactionen und Gegensätze an isotropen (physiologisch radiären) Organen hervorzurufen, ist aber eine ungleichmässige Einwirkung (eine localisirte oder einseitige Reizwirkung) nothwendig, durch die dann allerdings in vielen Fällen eine bestimmt gerichtete Krümmung oder eine einseitswendige Wachsthums- und Productionsthätigkeit veranlasst wird. (Vgl. II, Kap. VII, XIII, wo auch die transitorische und permanente Induction von Polarität und Anisotropie behandelt sind.)

Zur näheren Characterisirung der formativen Erfolge sind die in der Morphologie üblichen Bezeichnungen zu benutzen[2]). Physiologisch werden die durch einseitige Reize (Orientirungsreize) veranlassten Krümmungen Tropismen (Geotropismus etc.) genannt (II, Kap. XIII). Die durch diffuse Reize, also vermöge der physiologischen Dorsiventralität erzeugten Krümmungen sollen als Nastien und zur Kennzeichnung der veranlassenden Ursachen, bezw. der im Wachsthum geförderten Flanke als Photonastie, Geonastie, Autonastie etc., bezw. als Epinastie, Hyponastie, Paranastie u. s. w. (dgl. Photoepinastie etc.) bezeichnet werden. Bei einseitiger Verdickung durch innere oder äussere Ursachen werden wir von Trophien reden, und wenn man will, kann man Auxesis (Photoauxesis etc.) benutzen, sofern es sich um ein einseitig überwiegendes Auswachsen oder Produciren von Blättern, Wurzeln, Haaren etc. handelt[3]).

---

1) Sachs, Arbeit. d. Würzburg. Instituts 1879, Bd. 2, p. 226. Vgl. Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 302.

2) Vgl. H. Goebel, Organographie 1898, p. 53; Sachs, Vorlesungen ü. Pflanzenphysiol. 1887, II. Aufl., p. 482.

3) Zuerst wurde von C. Schimper (Bericht d. Naturforschervers. in Göttingen 1854, p. 87, cit. nach Hofmeister, Allg. Morphol. 1868, p. 604) mit Epinastie, Hyponastie das excentrische Dickenwachsthum an Aesten bezeichnet, jedoch werden diese Bezeichnungen seit dem Vorgehen von de Vries (Arbeit. d. Würzb. Instit. 1872, Bd. I, p. 252) zumeist für das ungleichseitige Längenwachsthum gebraucht. In diesem Sinne wurden auch von mir Photonastie etc. (Pflanzenphysiol. I. Aufl., Bd. II, p. 287), von Noll Paranastie (Arbeit. d. Würzb. Instituts 1885, Bd. 3, p. 229) benutzt. Wir werden desshalb für eine

Die mannigfache Reactionsfähigkeit der wachsenden Pflanze bietet für die experimentelle Forschung ein grosses und mit Vorliebe cultivirtes Gebiet. Auch werden mit der einfachen Kenntniss der durch den Wechsel der äusseren Bedingungen erfolgenden Reactionen specifische (complexe) Eigenschaften markirt, auf Grund derer man unter Umständen in einer zunächst befriedigenden Weise (I, § 1) über die Existenzbedingungen urtheilen und die formativen Vorgänge (Gestaltungen, Neubildungen, Generationswechsel etc.) verstehen kann, die von dem Organismus unter dem in der Natur gebotenen Wechsel der Bedingungen ausgeführt werden. Jedoch ist wohl zu beachten, dass mit der Constatirung solcher Beziehungen keine causale Einsicht in die complexen physiologischen Leistungen und Eigenschaften gewonnen ist. Wenn also das Factum des Geschehens zuweilen als eine zureichende physiologische Einsicht behandelt wird, so ist dieses nicht besser, als wenn ein Mensch bei der äusserlichen Controle der Leistungen und der Producte einer Maschine oder einer chemischen Fabrik eine Einsicht in die complicirtesten chemischen und physikalischen Vorgänge und Probleme zu haben glaubt. Wie in diesem Falle wird aber auch in physiologischen Processen das wahre Maass unserer Einsicht nicht durch die practisch gebotene Einführung eines Kunstausdruckes (Terminus) gesteigert, mit dem dann in der Folgezeit leider häufig wie mit einer realen Erklärung operirt wird.

Die unzureichende Einsicht in die Innenvorgänge gestattet leider nicht, im Anschluss an diese (zunächst an die Partialfunctionen), eine übersichtliche Darstellung der Erfahrungen über den Einfluss der äusseren Bedingungen auf die Wachsthumsprocesse zu geben. Zu diesem Zwecke dürfte es zur Zeit am zweckmässigsten sein, für die einzelnen wesentlichen Factoren (oder Factorengruppen) die Bedeutung und die Wirkungsweise zu characterisiren. Jedoch werden bestimmte Wirkungen der äusseren Einflüsse erst fernerhin, z. B. in Verbindung mit den inneren Factoren (II, Kap. VII), und bei Besprechung der Krümmungs- und Orientirungsbewegungen behandelt. Natürlich kann es sich stets nur um die Hervorhebung und die Illustrirung der Fundamente handeln, denn ein Eingehen auf alle Einzelfälle und Combinationen ist und bleibt Aufgabe der Disciplinen (specielle Entwickelungsphysiologie, Geographie etc.), die mit Hilfe des physiologischen Rüstzeugs specielle Aufgaben zu lösen haben.

Wie schon an anderer Stelle (I, p. 19) hervorgehoben wurde, lassen sich die mannigfachen Beeinflussungen aus verschiedenen Gesichtspuncten betrachten und demgemäss, je nachdem man den Schwerpunct auf die Eigenschaften des Organismus, die Art der Einwirkung, die Gestaltung der Reaction, auf die Ziele und Zwecke etc. legt, verschieden rubriciren. Es liegt aber in der Natur der Sache, dass eine übergangsfreie Gruppirung selbst dann ausgeschlossen sein würde, wenn ein vollständiges Causalverständniss zur Verfügung stände, dass es sich also auch derzeit nur um die Aufstellung von Typen handeln kann. Zur richtigen Würdigung eines jeden Einzelfalles ist in erster Linie eine klare Vorstellung über das Wesen des verwickelten Gesammtgetriebes, über die mannigfachen und veränderlichen Verkettungen und Combinationen der an sich variablen Partialfunctionen

---

excentrische Verdickung mit Wiesner (Ber. d. bot. Gesellsch. 1895, p. 485; Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1895, Bd. 104, I, p. 83) »Trophie« anwenden. Man thut wohl gut, diese Bezeichnung nicht mit Wiesner auf die dorsiventrale Productionsthätigkeit (Anisophyllie etc.) auszudehnen, für welche A. Weisse (Ber. d. bot. Ges. 1895, p. 385. Vgl. auch Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 289) »Auxesis« vorschlug. Wir beschränken uns übrigens in diesem Buche aus guten Gründen auf das unentbehrliche Maass von Kunstausdrücken, gehen also auch nicht auf verschiedene Schlagworte ein, die Czapek (l. c. p. 308) vorschlug. — Ueber anderweitige Bezeichnungen vgl. II, Kap. XIII.

nothwendig. Denn ohne das kann ein System mit seinen Kunstausdrücken sogar gefährlich werden, da, wie die Erfahrung lehrt, minder einsichtsvolle Forscher nicht selten die Hauptaufgabe nicht in der Erfassung des Wesens der Sache, sondern vielmehr in der Einreihung in eine Rubrik des aufgestellten Systems suchen.

In physiologischer Hinsicht kann man, wie sich aus den bisherigen Darlegungen (I, Kap. I; II, § 20, 21. Vgl. II, Kap. XIII) ergiebt, in Bezug auf die Allgemeinbedeutung und die Art und Weise der Wirkung der Aussenbedingungen etwa folgende Haupttypen aufstellen:

I. Mit Rücksicht auf die Allgemeinbedeutung: A. nothwendige Bedingungen (Hauptbedingungen); B. nicht nothwendige Bedingungen (accessorische Bedingungen, Nebenbedingungen). — Zu den ersteren zählen die formalen Bedingungen, die wieder zerfallen in: a) energetische Factoren, die Betriebsenergie und Baumaterial liefern, und b) veranlassende Factoren (Reize), die nur auslösend wirken (II, p. 82). Diese auslösende Bedeutung kommt in den meisten Fällen den entbehrlichen Factoren zu, die indess energetisch wirken können, wenn sie in den Stoffwechsel gerissen werden oder mechanisch modellirend eingreifen.

II. In Bezug auf die nothwendigen und entbehrlichen Reizwirkungen und die sichtbaren Erfolge lassen sich dann folgende Typen unterscheiden: A. Beschleunigungs- und Hemmungsreize (zeitliche Reizwirkungen), sofern nur die Schnelligkeit des Wachsthums modificirt wird. Hierher gehören auch die Krümmungen, die durch eine ungleiche Beeinflussung des Wachsthums in den antagonistischen Flanken bewirkt werden.

B. Formative oder morphogene Reize, sofern die Gestaltungsthätigkeit in andere Bahnen gelenkt wird, also allgemein oder localisirt eine veränderte Gestaltung herauskommt.

Für die formativen Reize lassen sich dann im näheren folgende Fälle aufstellen: a) Anregungsreize. Es wird einfach die Wachsthumsthätigkeit des Ganzen oder einzelner bis dahin ruhender Anlagen veranlasst oder gehemmt. — b) Umgestaltende oder metamorphosirende Reize, sofern allgemein oder an einzelnen Theilen ein umgestaltender Erfolg hervortritt, der bis zur Umwandlung in ein anderes Organ gehen kann. — c) Neubildungsreize. Die Productionsthätigkeit (Neubildungen etc.) wird an bestimmten Stellen (oder überhaupt erst) veranlasst oder unterdrückt. Dabei haben wir Productionen im Auge, die normalerweise entstehen oder entstehen können. Handelt es sich aber um Producte, die im normalen Entwickelungsgang nicht gebildet werden, so reden wir von d) Fremdbildungsreizen.

III. Nach der Art und Weise des Auslösungsprocesses und nach anderweitigen Einwirkungen lassen sich für alle genannten Fälle unterscheiden: A. Directe oder unmittelbare Reize, sofern das Agens direct auslösend wirkt. — B. Stimmungs- oder Umstimmungsreize. Das Agens verschiebt die inneren Dispositionen und erzielt dadurch den Erfolg. — C. Correlative Reize (Reizwirkungen). Der Erfolg kommt dadurch zu Stande, dass gleichzeitig oder allein eine direct nicht betroffene Function oder einige Functionen modificirt, ausgeschaltet, eingeschaltet oder umgeschaltet werden. In Folge der wechselseitigen Verkettungen im Organismus werden übrigens bei einem jeden Eingriff correlative Actionen erweckt (II, Kap. VII), die aber nicht in allen Fällen zu einer auffälligen Beeinflussung der Wachsthumsthätigkeit führen.

Bei allen angeführten Typen kann es sich weiter handeln um: a) allseitige, homogene oder diffuse Reize und b) einseitige, richtende oder orientirende Reize. Ferner um a) transitorische Reize und b) um stationäre oder permanente Reize (I, p. 15). Es ist einleuchtend, dass transitorische Reize,

wie sie z. B. vorübergehend durch den plötzlichen Wechsel der Aussenbedingungen erzielt werden, zumeist keinen bleibenden formativen Effect erzielen. (Die Verwundungen gehören z. B. vermöge der Nachwirkung theilweise zu den permanenten Reizen.)

Diese Eintheilungen lassen sich direct auf die Innenreize (II, Kap. VII) übertragen, indem man die veranlassenden Innenvorgänge an Stelle der leichter präcisirbaren äusseren Anstösse setzt. Uebrigens ist in Obigem ebenso nur eine provisorische Uebersicht gegeben wie bei Herbst[1]), der unter alleiniger Berücksichtigung der formativen Erfolge, eine Eintheilung der Reizungen von einem ähnlichen Standpuncte aus versuchte.

Die Schwierigkeit der Eintheilung wird aber auch bei besserer Einsicht u. a. schon desshalb nicht schwinden, weil vielfach dasselbe Agens verschiedenartige Einwirkungen ausübt, die voraussichtlich nicht selten in einer untrennbaren organischen Verkettung stehen. Auch ist zu beachten, dass der Reactionsverlauf und das Resultat je nach den Bedingungen verschieden ausfallen. So sind z. B. das Licht für gewisse facultativ heterotrophe Algen (I, § 64), der Sauerstoff für gewisse facultative Anaerobe (I, § 97) bei Darbietung bestimmter Nährlösungen keine nothwendigen Agentien; ferner müssen sich u. a. die Aussenbedingungen ändern, wenn Vaucheria an Stelle der Schwärmsporen Sexualorgane erzeugen soll und umgekehrt. Ausserdem lässt sich keine allgemeingiltige Grenze zwischen normalen und abnormen Bedingungen und Gestaltungen ziehen. Wird doch u. a. ein Mensch, der bisher nur Gelegenheit hatte, von einer amphibischen Pflanze die Wasserform, von einem Mucor die Hefeform zu sehen, geneigt sein, die Landform, resp. die sporangienbildende Form, als das Product einer durch abnorme Verhältnisse bedingten anormalen Gestaltungsthätigkeit anzusprechen. Thatsächlich ergiebt sich für eine bestimmte Constellation immer ein bestimmter Wachsthums- und Gestaltungsverlauf (I, Kap. I). Wenn die normale Physiologie nicht speciell auf die eigentlichen pathologischen Erscheinungen einzugehen hat, so wird sie doch stets die Reactionen unter ungewöhnlichen Bedingungen berücksichtigen müssen, um die normalen Vorgänge, überhaupt die Fähigkeiten und Eigenschaften des Organismus zu erforschen.

Historisches. Versuche über die Abhängigkeit der Pflanzen von der Aussenwelt, sowie über den Einfluss dieser auf verschiedene Bewegungs- und Gestaltungsvorgänge wurden seit Beginn der experimentellen Forschung angestellt. Jedoch findet sich zuerst bei Dutrochet[2]) eine in den allgemeinsten Zügen richtige Auseinanderhaltung der für die Herstellung der Thätigkeit nothwendigen Aussenbedingungen (formale Bedingungen) und der Reactionen, die in dem actionsfähigen Organismus durch äussere Agentien oder auch autonom hervorgerufen werden. Später wurden diese Beziehungen besonders von Sachs[3]) klargelegt, der indess nicht weiter auf das innere Wesen der formalen Wirkungen und der erzielbaren Reactionen einging. Die tiefere Einsicht in die Causalität dieser Vorgänge fällt mit der Erkenntniss des allgemeinen Wesens der Reizvorgänge zusammen (I, § 3). Sowie das Wesen dieser wurde auch die Einwirkung der äusseren Factoren auf die Gesammtheit der Wachsthumsprocesse in einer dem heutigen Standpunct entsprechenden Weise in der I. Auflage dieses Buches aufgefasst und behandelt.

---

1) Herbst, Biol. Centralbl. 1895, Bd. 15, p. 822.

2) Dutrochet, Rech. anat. et physiol. s. l. structure interne d. aminaux et végétaux 1824, p. 8—162. Vgl. Pfeffer, Die Reizbarkeit d. Pflanzen 1893, p. 12, 18 etc. (Sep. a. Verhdlg. d. Gesellsch. deutsch. Naturf. u. Aerzte 1893). An dieser Stelle ist die historische Entwickelung unserer Einsicht in das Wesen der Reizvorgänge gegeben und angedeutet, warum die Sachlage lange und vielfach verkannt wurde.

3) Sachs, Flora 1863, p. 449. Sachs nannte die Reizbewegungen paratonische Bewegungen. Ueber Phototonus etc. vgl. dieses Buch II, p. 78.

Abschnitt II.

§ 22. Einfluss der Temperatur.

Die Abhängigkeit des Wachsthums von der Temperatur ist allgemein bekannt, denn in jedem Frühjahr sieht man, dass die Entwickelung bei niedriger Temperatur ganz oder fast ganz stille steht, mit genügender Erhöhung der Temperatur aber ansehnlich gesteigert wird. Auch lassen schon die Beobachtungen in der Natur das specifisch ungleiche Temperaturbedürfniss erkennen, das sich im näheren aus Tab. I ergiebt, in welcher sowohl die zumeist übliche, als auch die am meisten abweichende Lage von Minimum, Optimum und Maximum, durch eine Anzahl von Beispielen illustrirt wird. Die bedeutende Veränderung der Zuwachsbewegung mit der Temperatur ist aus Tab. II zu ersehen, in der nach Köppen die Länge angegeben ist, welche die ursprünglich gleich lange Achse (incl. Wurzel) der Keimpflanzen in 48 Stunden bei verschiedener Temperatur erreichte.

Tabelle I.

	Minimum ° C.	Optimum ° C.	Maximum ° C.	
Triticum vulgare	0 (Ul.)—5 (Sa.)	29 (Sa.)	42 (Sa.)	Uloth u. Sachs
Sinapis alba	0 (Ki.)	27 (Vr.)	üb. 37 (Vr.)	Kirchner u. de Vries
Acer platanoides	7—8	24	26	Tietz
Pinus sylvestris	7—8	27	34	Tietz
Phaseolus multiflorus . .	9	34	46	Sachs
Zea Mays.	9	34	46	Sachs
Cucurbita pepo	14	34	46	Sachs
Cucumis sativus	15—18	31—37	44—50	Haberlandt
Vaucheria repens	0—3		30	Klebs
Hydrurus foetidus	0 (?)	10 o. tiefer	unter 16	Klebs
Ulothrix zonata	0	unter 15	unter 24	Klebs
Saccharomyces-Arten . .	0 (?)—6	28—34	34—40	Pedersen, Hansen
Penicillium glaucum. . .	1,5	25—27	31—36	Thiele
Mucor racemosus	4	20—25	33	Klebs
Eurotium repens	7	25—30	38	Klebs
Aspergillus niger	7—10	33—37	40—43	Thiele
» fumigatus . .	15	38—40	60	Cohn
Fäulnissbacterien zumeist	0—10	24—36	35—45	
Bacillus subtilis	unter 5	24	50	Cohn, Brefeld, Schreiber
Bacillus cyaneo-fuscus .	0	10	22 (?)	Beyerinck, Bt. Ztg. 1891, p. 709
Essigbacterien	unter 8	18—33	30—36	Henneberg, Ctrbl. f. Bacteriol. 1898, IV, p. 19
Bacillus anthracis.	12—14	37	42—43	Vgl. Flügge, l. c.
» tuberculosis . .	30	38	41	Vgl. Flügge, l. c.
Thermophile Bacterien .	33—50	60—70	75	Lit. p. 96

Tabelle II.

Temperatur °C.	Lupinus albus mm	Pisum sativum mm	Vicia faba mm	Zea Mays mm	Triticum vulgare mm
10,4		5,5			4,6
14,4	9,1	5,0			4,5
17,0	11,0	5,3			6,9
21,4	25,0	25,5	9,3	3,0	41,8
24,5	31,0	30,0	10,1	10,8	59,1
25,1	40,0	27,8	11,2	18,5	59,2
26,6	**54,1**	**53,9**	**21,5**	29,6	86,0
28,5	50,1	40,4	15,3	26,5	73,4
30,2	43,8	38,5	5,6	**64,6**	**104,9**
31,1	43,3	38,9	8,0	49,4	91,4
33,6	12,9	8,0		50,2	40,3
36,5	12,6	8,7		20,7	5,4
39,6	6,1			11,2	

Bei gewissen Pflanzen übertreffen die Maxima und Minima die in der Tabelle verzeichneten Extreme 0 und + 75 C. Denn in heissen Quellen Amerikas sollen bis zu einer Wassertemperatur von + 85 C., ja sogar von + 93 C. gewisse niedere Algen gedeihen. An der Nordküste von Spitzbergen[1]) aber, und in anderen arctischen Meeren durchläuft eine immerhin noch ansehnliche Algenvegetation ihre ganze Entwickelung in einem Wasser, dessen Temperatur bis — 1,8 C. sinkt und vielleicht nie 0° überschreitet.

In den Carlsbader Thermen treten nach Cohn[2]) die ersten Oscillarieen bei 53,7 C. auf, denen sich dann bei weiterer Abkühlung des Wassers allmählich andere Arten von Oscillarieen, sowie Diatomeen und andere Algen beigesellen. In dem Thermalwasser von Bex geht nach Serres[3]) eine Alge bis 57 C. In den heissen Quellen des Yellowstone-Gebietes finden sich aber nach W. H. Weed[4]) Algen bis 85 C. (zwischen 70—85 C. allerdings nur in fliessendem Wasser), und am Pluton Creek in Californien nach Brewer[5]) sogar bis 90—93 C. Dagegen vermochte

1) Kjellman, Bot. Ztg. 1875, p. 771. — Ueber die Temperatur in Meeren und Meerestiefen vgl. u. a. Walther, Einleitung i. d. Geologie als historische Wissenschaft 1893/94, Bd. I, p. 47.

2) Cohn, Flora 1862, p. 328. Vgl. auch Hoppe-Seyler, Pflüger's Archiv f. Physiol. 1875, Bd. 11, p. 118. Die ältere Lit. findet sich bei de Candolle, Pflanzenphysiol., übers. von Röper 1835, Bd. 2, p. 662; Ehrenberg, Monatsb. d. Berlin. Akad. 1858, p. 493; Lauder Lindsay, Bot. Ztg. 1861, p. 358; Hoppe-Seyler, l. c. p. 113.

3) Serres, Botan. Centralbl. 1880, p. 257.

4) M. H. Weed, Botan. Centralbl. 1890, Bd. 44, p. 400.

5) Brewer, cit. bei Weed l. c. — Diese und einige andere Angaben für Pflanzen sowie für Thiere sind zusammengestellt bei C. W. Davenport, Archiv f. Entwickelungsmechanik 1895, Bd. II, p. 233.

Tsiklinsky[1]) auf Ischia nur bis zu einer Wassertemperatur von 70 C. die Existenz lebender Bacterienkeime nachzuweisen.

Aus den mir vorliegenden Referaten vermag ich nicht zu ersehen, ob die Algen in den von Weed und Creek angegebenen Temperaturen erwuchsen oder nachträglich in dieselben geriethen. Im letzteren Falle könnte sehr wohl in der supramaximalen Temperatur die Lebensfähigkeit längere Zeit erhalten bleiben, sowie dieses z. B. bei den Sporen gewisser Bacterien der Fall ist, die sogar Siedehitze ertragen (II, § 65). Aus diesen und anderen Gründen sind die Mittheilungen über das Wachsthum von Organismen in heissen Quellen und noch mehr in einem sich transitorisch erwärmenden Boden (II, § 65) mit Vorsicht aufzunehmen. Wie durch unkritische Temperaturmessungen ein Irrthum entstehen kann, lehrt z. B. die Beobachtung Hoppe-Seyler's, der in den Euganeen die Oberfläche eines Bächleins 44,3—45 C. warm fand, während die tieferen Schichten durch den Zufluss von kühlerem Wasser auf 25,1 C. gehalten wurden und Fischchen beherbergten, die wärmestarr wurden, wenn sie in die warme Oberflächenschicht geriethen.

Keines der bis dahin untersuchten Objecte vermag sich aber sowohl bis zu den höchsten, als auch bis zu den niedersten Extremen zu accommodiren. Denn in der Tabelle liegen für denselben Organismus Maximum und Minimum im höchsten Falle nicht einmal um 50 C. auseinander, während dieser Spielraum oft viel geringer ist und z. B. bei niedriger Lage des Maximums gering sein muss. Das Maximum liegt bei Hydrurus unter 16 C., also um 60 C. tiefer, als bei thermophilen Bacterien. Bei diesen Organismen hat auch das Optimum eine hohe Lage, jedoch ist aus der Tabelle zu ersehen, dass das letztere nicht nothwendig eine Verschiebung zu erfahren braucht, wenn das Minimum nur mässig erhöht wird.

In Folge der ungleichen Lage der Cardinalpuncte (vgl. Tab. I) gedeihen gewisse Pflanzen am besten in einer Temperatur, in welcher andere nicht wachsen. Einzelne Arten der thermophilen Bacterien nehmen das Wachsthum überhaupt erst in einer Temperatur auf, in welcher die meisten Pflanzen getödtet werden, und wachsen am schnellsten in einer Nährlösung, die so warm ist (60—70 C.), dass man sich die Finger darin gründlich verbrennt. Diesen Organismen, deren Keime in Erde, Schlamm etc. sehr verbreitet sind, wird in der Natur immer nur ausnahmsweise die für die Wachsthumsthätigkeit nöthige Temperatur gewährt. Sie sind aber, wie z. B. auch der auf hohe Temperatur gestimmte Aspergillus fumigatus (siehe Tab. I), dadurch bedeutungsvoll, dass sie die Zerstörung der organischen Massen fortführen, wenn in Mist etc. die Temperatur durch die Gährthätigkeit anderer Organismen soweit gesteigert wird, dass diese lahm gelegt wird (II, Kap. XVI).

Die extremste Ausbildung der Fähigkeiten finden wir bei Pilzen (incl. Bacterien) und niederen Algen. Indess ist die Mehrzahl von diesen auf ähnliche Temperaturgrenzen angewiesen, wie die höheren Pflanzen. Bei diesen liegen gewöhnlich das Optimum zwischen 24—34 C., das Maximum zwischen 26—46 C., das Minimum zwischen 0—16 C. Letzteres ist nicht selten bei den tropischen Pflanzen etwas höher gerückt, als bei den Pflanzen eines gemässigten Klimas[2]),

1) P. Tsiklinsky, Annal. d. l'Institut Pasteur 1899, Bd. 13, p. 788.

2) Hierauf machte schon aufmerksam de Candolle, Pflanzenphysiol., übers. v. Röper 1833, Bd. 2, p. 277. Siehe ferner Sachs, Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 365; F. Haberlandt, Wiss.-pract. Unters. a. d. Gebiete d. Pflanzenbaues 1875, I, p. 117.

in dem es indess, wie die Thermobacterien etc. lehren, ebenfalls Organismen mit einem sehr hohen Temperaturminimum giebt. Andererseits fehlt es nicht an Pflanzen, die eine niedrige Temperatur bedürfen. Dahin gehören Hydrurus, Ulothrix zonata u. s. w., für die es bei uns in den meisten Bächen nur im Frühjahr kühl genug ist, die also während des Sommers durch die ruhenden Sporen erhalten werden[1]). Wachsen die genannten Algen, sowie ferner z. B. die Alge des rothen Schnees (Sphaerella nivalis) bei niedriger Temperatur, so ist doch noch nicht constatirt, ob sie sich, wie die Algen der arctischen Meere, auch dann noch kräftig entwickeln, wenn die Körpertemperatur dauernd auf oder unter 0° gehalten wird. Ausserdem gedeihen viele Frühlings- und Alpenpflanzen in niedriger Temperatur, wie das Wachsen und Blühen von Helleborus niger, Crocus, Tussilago farfara, Soldanella u. s. w. im Winter und Frühling lehrt. Bei einigen dieser Pflanzen (Hydrurus etc.) scheint in der That die niedere Temperatur für die normale Entwickelung oder doch für gewisse Phasen der Entwickelung nothwendig zu sein, so auch für Ficaria ranunculoides, deren oberirdische Theile nach der Entwickelungsthätigkeit im Frühjahre absterben.

In der Natur sind die zur Entwickelung nothwendigen Temperaturverhältnisse nicht ununterbrochen geboten, und eine Pflanze kann sich desshalb auf die Dauer nur dann behaupten, wenn sie die vorkommenden Extreme aushält oder wenn gewisse Organe oder Fortpflanzungsmittel die Erhaltung während der ungünstigen Zeit besorgen (II, § 63, 64). Auf solche Weise überdauern z. B. Pflanzen, die im Winter theilweise oder sogar bis auf die Samen, Sporen etc. erfrieren, und erhalten sich ferner die Thermobacterien, die oft auf lange Zeit in den Starrezustand (Kältestarre) verfallen. Ebenso werden Hydrurus, Ulothrix etc., deren vegetative Theile schon bei 20—24 C. zu Grunde gehen, während des Sommers durch Sporen conservirt.

Da aber die bei extremer Temperatur wachsenden Organismen in der Natur kaum Concurrenten finden (I, p. 433, 515), so dürften sich in Quellen von mehr als 50 C. mit der Zeit alle diejenigen Organismen eingefunden haben, die unter diesen Bedingungen gedeihen. Aus dem Umstande, dass in dem stets heissen Wasser jeder Organismus nur bis zu einem specifisch verschiedenen Temperaturgrad vordringt, geht in sehr anschaulicher Weise hervor, dass trotz der continuirlichen Inanspruchnahme eine höhere Adaption nicht erreichbar war (II, p. 81). Dasselbe lehren auch die Thermobacterien, die in der Natur immer wieder unter das Minimum abgekühlt, also in derselben Weise in Anspruch genommen werden. Uebrigens lässt sich nicht behaupten, dass eine Entwickelung von Organismen bei 100 C. unmöglich ist (vgl. II, § 65). Andererseits dürfte mit dem Gefrieren des umgebenden Mediums die Entwickelung ausgeschlossen sein, obgleich, besonders in sehr kleinen Organismen, erst bei tieferer Temperatur Eisbildung eintritt (II, § 67).

Die Lage der Cardinalpuncte ist aus den schon allgemein angeführten Gründen immer nur annähernd und bedingungsweise zu fixiren (II, p. 79). Die

---

1) Vgl. die in der Tabelle u. p. 95, 96 citirte Lit. Ferner G. Lagerheim, Ber. d. bot. Ges. 1888, p. 73. Uebrigens sind zwar viele, jedoch nicht alle Algen und Wasserpflanzen auf niedrige Temperatur gestimmt. Vgl. u. A. Oltmanns, Jahrb. f. wiss. Bot. 1891, Bd. 23, p. 358; Noll, Flora 1892, p. 288; Goebel, Pflanzenbiol. Schilderungen 1893, II, p. 246; Kerner, Bot. Ztg. 1873, p. 437.

unsichere Bestimmung von Maximum und Minimum ist schon dadurch bedingt, dass das Wachsthum zunächst noch in einer Temperatur fortschreitet, in welcher nach kürzerer oder längerer Zeit Stillstand oder sogar das Absterben eintritt (II, § 65), in der also die Wachsthumsthätigkeit nicht erweckt werden kann. Diese wird aber, wie auch in anderen Fällen, nur allmählich wieder mit voller Energie aufgenommen, wenn der schon etwas benachtheiligte Organismus in eine günstige Temperatur zurückversetzt wird[1]). Ohnehin sind immer die jeweiligen Fähigkeiten und Stimmungen entscheidend. Desshalb wird auch der Effect einer Temperaturveränderung mehr oder minder verschieden ausfallen, je nachdem sich die Pflanze, oder ein Organ derselben, in diesem oder jenem Stadium der Entwickelung befinden, oder je nachdem die Stimmung der Pflanze durch die äusseren Bedingungen und die Wirkungszeit dieser modificirt wird.

Als Beispiel für den Einfluss der übrigen Aussenbedingungen seien erwähnt, dass nach Brefeld[2]) der Hut von Coprinus stercorarius im Licht bei 12 C., im Dunklen aber erst über 15 C. gebildet wird, dass ferner nach Heald[3]) die Sporen von Farnen im Dunklen zwar nicht bei gewöhnlicher Temperatur, wohl aber bei 32 C. keimen. Ferner kann die Qualität und Quantität der Nahrung Einfluss haben. So fand Thiele[4]) für Penicillium glaucum bei Ernährung mit Zucker die obere Wachsthumsgrenze = 31 C., bei Ernährung mit Ameisensäure oder Glycerin = 35—36 C., während bei Aspergillus sich gerade umgekehrt die höchste Lage des Maximums bei der günstigsten Ernährung (mit Zucker) ergab. Hinwiederum rückt nach Rabinowitsch[5]) bei den facultativ anaeroben thermophilen Bacterien das Minimum bei Fehlen von Sauerstoff auf 34—44 C., während es sich bei Zutritt von Sauerstoff auf 50 C. stellt.

Durch allmähliche Accommodation kann ebenfalls ein gewisses Hinausrücken des Maximums oder Minimums erzielt werden. Nach Dieudonné[6]) lässt sich das Minimum von Bacillus anthracis allmählich von 12—14 C. auf 10 C. bringen. Derselbe Autor konnte durch allmähliche Steigerung der Temperatur und wiederholtes Umimpfen das Maximum des Bacillus fluorescens von 35 auf 41,5 C., das des Bacillus der rothen Milch von 37 auf 41,5 C. erhöhen, und nach Tsiklinsky[7]) gelingt es, das Maximum des Bacillus subtilis im Laufe von 30 Generationen von 50 auf 58 C. zu steigern. Uebrigens scheinen die vorausgegangenen Cultur-

---

1) Kirchner, Cohn's Beitr. z. Biolog. 1883, Bd. 3, p. 362; Askenasy, Ber. bot. Gesellsch. 1890, p. 75; Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistung 1893, p. 354; R. H. True, Annals of Bot. 1895, Bd. 9, p. 387; H. Hilbrig, Ueber d. Einfluss supramaximaler Temperatur auf das Wachsthum. Leipziger Dissertation 1900.

2) Brefeld, Botan. Unters. ü. Schimmelpilze 1877, III, p. 93; Fr. Gräntz, Einfluss d. Lichtes a. d. Entwickelung einiger Pilze. Leipziger Dissertation 1898, p. 29.

3) F. de Forest Heald, Gametophytic Regeneration. Leipziger Dissertation 1897, p. 62.

4) R. Thiele, Temperaturgrenzen d. Schimmelpilze. Leipziger Dissertation 1896, p. 36. Vgl. auch dieses Buch Bd. I, p. 373. Offenbar giebt es aber Formen des Penicillium glaucum, die ein höheres Maximum besitzen. — Ueber Bacterien vgl. Nägeli, Theorie d. Gährung 1879, p. 91.

5) L. Rabinowitsch, Zeitschr. f. Hygiene u. Infectionskrankheiten 1895, Bd. 20, p. 159.

6) Dieudonné, Ctrbl. f. Bacteriol. 1894, Bd. 16, p. 965; Biolog. Centralbl. 1895, Bd. 15, p. 109. Einige andere Erfahrungen über Bacterien sind citirt bei Flügge, Mikroorganismen 1896, III. Aufl., Bd. I, p. 483. — Ueber Entstehung von resistenten Formen vgl. dieses Buch Kap. VIII.

7) P. Tsiklinsky, Annal. d. l'Institut Pasteur 1899, Bd. 13, p. 793.

bedingungen auch auf das Temperaturbedürfniss der höheren Pflanzen einen gewissen Einfluss ausüben zu können. Wenigstens deuten darauf hin die Erfahrungen, dass das Keimungsminimum der unter verschiedenen Bedingungen erwachsenen Samen etwas verschieden ausfällt[1]), und dass die Entwickelungszeit merklich abgekürzt ist, wenn der im Norden gereifte Getreidesame bei uns zur Aussaat verwandt wird[2]).

Ungleiche Beeinflussung einzelner Wachsthumsvorgänge. Maximum und Minimum scheinen bei niederen Pflanzen für das vegetative Wachsen (V) vielfach weiter hinausgeschoben zu sein, als für die Bildung der Fortpflanzungsorgane. Für beide Processe werden z. B. als Grenztemperaturen angegeben: Vaucheria repens[3]) V. 0 und 30 C., Zoosporen 3 und 26 C.; Anixiopsis stercorarius[4]) V. 3 und 37, Perithecien 8 und 34 C., Saccharomyces cerevisiae[5]) V. 0 und 40 C., Sporen 11 und 37 C. Aehnliche Verhältnisse wurden für Bacillus anthracis, subtilis, tumescens[6]) gefunden. Eine analoge Beziehung scheint auch mehrfach bei den höheren Pflanzen zu bestehen, die zum Theil nicht zum Blühen kommen, wenn durch Erhöhung der Temperatur das Wachsthum der vegetativen Organe sehr gesteigert oder durch Erniedrigung der Temperatur die Entwickelung sehr gehemmt wird[7]). Uebrigens handelt es sich auch hierbei nur um einen speciellen Fall der ungleichen Beeinflussung der Partialfunctionen, ein Thema, das im Verband mit dem ökologischen Optimum früher (p. 78) allgemein besprochen wurde. Aus diesen Verhältnissen ist auch ohne weiteres zu verstehen, warum die zum Keimen ausreichende Grenztemperatur nicht immer für die weitere Entwickelung genügt[8]). Andererseits ist möglich, dass die Reizwirkung einer höheren (oder niederen) Temperatur nur nöthig ist, um die Wachsthumsthätigkeit in einer Pflanze zu erwecken, die zu ihrer Entwickelung eine geringere Temperatur bedarf. Vielleicht ist das bei Pilobolus roridus der Fall, dessen Sporen erst bei 30—35 C. keimen[9]).

Formative Erfolge. Diese fallen ansehnlich aus, wenn es sich, wie im Obigen, um Bildung oder Unterdrückung von Erhaltungs- oder Fortpflanzungsmitteln handelt. Ausserdem macht sich der formative Einfluss der Temperatur zwar ebenfalls,

---

1) Tietz, Ueber die Keimung einiger Coniferen u. Laubhölzer 1874, p. 29; G. Haberlandt, Schutzeinricht. d. Keimpflanze 1877, p. 38; N. J. C. Müller, Bot. Unters. 1879, Bd. II, p. 1.

2) F. C. Schiebeler, Bot. Centralbl. 1886, Bd. 28, p. 205. Vgl. Bd. II, § 60.

3) Klebs, Bedingungen d. Fortpflanzung 1896, p. 40. Hier sind auch Mittheilungen über einige andere Algen zu finden. Ueber Saprolegnia siehe Klebs, Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 33, p. 552. Ueber Pilze im allgemeinen Klebs, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 134.

4) E. Ch. Hansen, Bot. Ztg. 1897, Orig. p. 129. Ueber andere Pilze vgl. Klebs l. c. 1896, p. 488, l. c. 1900; Bachmann, Bot. Ztg. 1895, p. 130; F. Gräntz, Einfluss d. Lichtes auf die Entwickelung einiger Pilze. Leipzig 1898, p. 53.

5) E. Ch. Hansen, Meddelelser fra Carlsberg Laboratoriet 1888, Bd. 2, Franz. Resumé p. 32. Eine Zusammenstellung für diese und andere Saccharomyces-Arten bei Jörgensen, Mikroorganismen d. Gährungsindustrie 1898, IV. Aufl., p. 180, 208. Ueber Bedingungen d. Sporenbildung vgl. auch Beyerinck, Ctrbl. f. Bact. u. Parasitk. II. Abth., 1898, Bd. 4, p. 662.

6) O. Schreiber, Centralbl. f. Bact. 1896, Bd. 20, p. 431. Hier u. bei Flügge, Mikroorganismen 1896, III. Aufl., Bd. I, p. 432 weitere Literatur.

7) Möbius, Beitr. z. Lehre v. d. Fortpflanzung d. Gewächse 1897, p. 108 u. die hier citirte Lit.; Schimper, Pflanzengeographie 1898, p. 51. Ueber correlative Wirkungen vgl. II, § 45, 46.

8) Siehe z. B. Sachs, Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 336 (Samen); Wiesner, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1873, Bd. 67, Abth. 1, p. 9 (Penicillium). Ausserdem Beispiele in den oben citirten Schriften.

9) Brefeld, Bot. Unters. ü. Schimmelpilze 1881, Heft 4, p. 71, 20.

jedoch gewöhnlich nicht allzu auffällig bemerklich. So pflegen die bei niedriger Temperatur erwachsenen grünen Pflanzen gedrungener zu sein[1]). Jedoch werden auch anderweitige formative Erfolge, u. a. auch in Bezug auf die Wuchsform von Pilzen und Bacterien[2]) beobachtet.

Bei einem Temperaturwechsel stellen sich die Pflanzen im allgemeinen ziemlich schnell auf die dem neuen Wärmegrad entsprechende Wachsthumsschnelligkeit ein[3]). Offenbar fällt also die transitorische Reizwirkung, die bei einem plötzlichen Uebergang wohl nie ganz fehlen wird, zumeist so gering aus, dass sie der Beobachtung entgeht. Dieses ist nicht mehr der Fall bei den thermonastischen Bewegungen von Blüthen, Blättern etc., in welchen durch den Temperaturwechsel eine vorübergehende Wachsthumsbeschleunigung veranlasst wird[4]). Auch scheint bei Vaucheria, Oedogonium etc. der Uebergang von einer zu niedrigen in eine zureichende Temperatur als ein Reiz zu wirken, der die Bildung der Schwärmsporen beschleunigt[5]). Vielleicht ist auch die Wiederholung eines solchen Wechsels von Bedeutung für die Abkürzung der Winterruhe oder anderer Ruhephasen in der Pflanze (II, § 60). Indess kommt es in den zuletzt genannten und in verschiedenen anderen Fällen weniger oder nicht auf den Uebergangsreiz, sondern auf die Dauerwirkung verschiedener Temperaturgrade an, die für die Erzielung der verschiedenen Generationsabschnitte oder doch für die optimale Leistung nothwendig oder wichtig sein kann. Wirkt aber der Temperaturwechsel den inducirten oder aufgenommenen Bestrebungen entgegen, so kann eine Störung der Wachsthumsthätigkeit nicht überraschen. Hierdurch oder auch durch den Uebergangsreiz kam vermuthlich die Störung zu Stande, die Schreiber[6]) beobachtete, als er den eben ausgekeimten Bacillus anthracis von 38 C. auf 18 C. abkühlte.

Da die Pflanze in der Natur immer und oft in sehr erheblichem Grade plötzliche und langsame Temperaturschwankungen durchzumachen hat, so ist

---

1) Siehe z. B. Kerner, Pflanzenleben 1887, Bd. I, p. 408; Bd. II, p. 497; Schimper, Pflanzengeographie 1898, p. 40. Ueber Keimpflanzen siehe Sachs, Jahresb. d. Agriculturchem. 1859—60, p. 98; Bialoblocki, Versuchsstat. 1870, Bd. 13, p. 441. Ueber Algenpflanzen etc. vgl. auch dieses Buch II, § 26. Ueber Länge der Streckungszone an Wurzeln, Popovici, Bot. Ctrbl. 1900, Bd. 81, p. 91 u. dieses Buch II, p. 13. Ueber die Abhängigkeit der Saisonformen der Schmetterlinge u. s. w. von der Temperatur vgl. O. Hertwig, Zellen u. Gewebe 1898, p. 120; Standfuss, Biol. Centralbl. 1899, Bd. 19, p. 75.

2) Ueber Essigbacterien siehe E. Ch. Hansen, Meddelelsen fra Carlsberg Laboratoriet 1894, Bd. III, Ref. p. 198; Lafar, Techn. Mykologie 1897, Bd. I, p. 347.

3) Pedersen, Arbeit. d. Bot. Instituts z. Würzburg 1874, Bd. I, p. 563; Askenasy, Ber. bot. Gesellsch. 1890, p. 75; E. Godlewski, Anzeig. d. Akad. d. Wissensch. in Krakau 1890, p. 171; True, Annals of Bot. 1895, Bd. 9, p. 390. Die von Köppen (Wärme und Pflanzenwachsthum 1870; Botan. Jahresber. 1875, p. 778) angenommene transitorische Wachsthumshemmung tritt also nicht ein. Von den schädigenden Temperaturextremen und deren Folgen wird hier abgesehen. Vgl. II, § 65—68.

4) Vgl. II, Kap. XII. An dieser Stelle ist auch darzuthun, dass der Reiz bei Zunahme der Temperatur anders ausfallen kann, als bei Abnahme der Temperatur. Ueber Einfluss des Temperaturwechsels auf Plasmaströmungen etc. vgl. II, Kap. XV. — [Nach W. Kinzel (Versuchsstat. 1900, Bd. 54, p. 134) wird das Keimen verschiedener Samenarten durch den Temperaturwechsel begünstigt.]

5) Klebs, Bedingungen d. Fortpflanzung 1896, p. 49, 269. Bei Hydrurus (p. 443) wurde ein solcher Effect nicht beobachtet.

6) O. Schreiber, Centralbl. f. Bacter. 1896, Bd. 20, p. 372.

die schnelle Accommodationsfähigkeit von wesentlicher Bedeutung, womit nicht ausgeschlossen ist, dass für bestimmte Ziele und Zwecke eine besondere Reactionsfähigkeit auf den Temperaturwechsel ausgebildet ist. Ebenso ist es bedeutungsvoll, dass jedes einzelne Organ nach Maassgabe seiner Körpertemperatur wachsthumsthätig ist, dass also die ungleich und unbestimmt wechselnde Temperirung der einzelnen Organe zunächst die Gesammtthätigkeit nicht stört [1]). Wenn allerdings einzelne Organe dauernd in ungünstigen Temperaturverhältnissen gehalten werden, dann müssen schliesslich in Folge der wechselseitigen Abhängigkeit auch die übrigen Organe benachtheiligt werden (II, Kap. VII).

Wie früher (II, p. 78) allgemein erörtert wurde, wissen wir bei der Unbekanntschaft mit der Bedeutung und der Beeinflussung der Partialfunctionen z. B. nicht, warum die Wachsthumsthätigkeit mit der Ueberschreitung des Optimums verlangsamt wird, obgleich die Athmung (I, p. 572) und ebenso die Molecularbewegung im Inneren noch weiter beschleunigt werden. Es kann also nicht auffallen, dass die graphische Darstellung der Aenderung der Wachsthumsschnelligkeit mit der Temperatur nicht immer genau dieselbe und vielleicht auch einmal eine Curve mit 2 Maxima ergiebt. Nach den bisherigen Erfahrungen scheint die Curve nach Ueberschreitung des Minimums zunächst langsamer, dann schneller und mit der Annäherung an das Optimum wiederum langsamer zu steigen. Je nach dem Abstand des Optimums von dem Maximum tritt dann ein schnellerer oder langsamerer Abfall der Curve ein.

Historisches und Methodisches. Nachdem Lefebure [2]) für die Keimung von Raphanus Minimum und Maximum bestimmt hatte, wurde für verschiedene Keimpflanzen ausser diesen Extremen auch das Optimum von A. P. de Candolle [3]), sowie von Edwards und Colin [4]) ermittelt. In der Folge wurde dann dieser Gegenstand eingehend von Sachs [5]) studirt, und weiterhin stellten zahlreiche Forscher Versuche mit Keimpflanzen etc., sowie auch mit niederen Organismen an.

Aus den schon angeführten Gründen und wegen der individuellen Differenzen lassen sich für die Cardinalpuncte immer nur annähernde Werthe ermitteln. Die zum Theil erheblichen Abweichungen in den Angaben verschiedener Forscher sind ausserdem auch durch die Methodik bedingt. Denn es wurde zuweilen nur eine gewisse Einengung versucht, oder es war nicht für genügende Constanz der Temperatur gesorgt, oder es wurde von dem einen Forscher der Beginn des Keimens (Sachs), von dem anderen Forscher der Stillstand des Wachsens (de Vries, Kirchner u. s. w.) controlirt. Besonders dann, wenn es sich um den Verfolg aller Phasen handelt, sind begreiflicherweise gute Resultate am leichtesten mit denjenigen Organismen zu erhalten, die ihre Entwickelungsperiode schnell durchlaufen.

So weit die für die Cultur von Bacterien üblichen Thermostaten [6]) benutzbar

1) Vgl. die II, § 59 anzuführenden Beispiele. Ferner Godlewski, Anzeig. d. Akad. d. Wissensch. z. Krakau 1890, p. 172. Ferner dieses Buch I, p. 213.

2) Lefebure, Expér. s. l. germination 1801, p. 124.

3) A. P. de Candolle, Pflanzenphysiol. übers. von Röper 1835, Bd. 2, p. 276.

4) Edwards et Colin, Annal. d. scienc. nat. 1834, II. sér., Bd. I, p. 270; 1836, II. sér., Bd. 5, p. 7.

5) Sachs, Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 338.

6) Abbildungen in den Preiscouranten der bezüglichen Firmen. Vgl. auch Pfeffer, Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. 1890, Bd. 7, p. 443. — Ein Zimmer mit constant regulirter Temperatur habe ich beschrieben in Ber. d. botan. Gesellsch. 1895, p. 49.

sind, ist es leicht, eine genügend constante Temperatur zu erhalten. Bei lichtbedürftigen Pflanzen erzielt man die beste Temperaturconstanz, indem man in das constant regulirte Wasser eines grossen Aquariums eine abgeschlossene Glocke versenkt, in der sich die Pflanze befindet und durch die ein Strom (trockener) auf gleiche Temperatur gebrachter Luft geleitet wird[1]). Eine einfache Einrichtung, die (im diffusen Licht) eine Constanz bis zu ca. 1 C. gestattet, ist in Fig. 17 dargestellt.

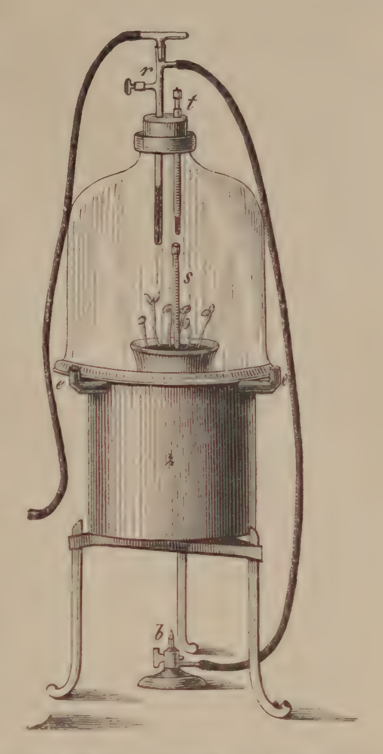


Fig. 17. Das Zinkgefäss z ist zwischen der doppelten Wandung mit Wasser gefüllt. Durch den Thermoregulator r wird die Flamme und somit die Temperatur des Glockenraumes regulirt. t und s Thermometer.

Für niedrige Temperaturen benutzt man Eisschränke, kühle Räume, durch Eis gekühltes Wasser u. s. w.[2]), jedoch sind die bisher angewandten automatischen Regulationen nicht besonders leistungsfähig[3]).

Für die mikroskopische Beobachtung sind verschiedenartige Heiztische und Heizkästen construirt[4]), die aber zumeist keine sehr exacte Fixirung der Temperatur garantiren. Sehr genaue Resultate erhält man aber z. B. mit dem von mir[5]) angegebenen Objecttisch, bei welchem sich die das Object enthaltende Kammer in constant regulirtem Wasser befindet.

Literatur. Zur Orientirung sei hier noch auf folgende Schriften hingewiesen, die sich auf Bestimmung der Cardinalpuncte beziehen.

Höhere Pflanzen. Sachs 1860, l. c.; Köppen, Wärme u. Pflanzenwachsthum 1870; de Vries, Matériaux p. l. connaissance de l'influence d. l. température 1870 (Sep. a. Archiv. Néerlandaises 1870, Bd. 5); Haberlandt, Versuchsstat. 1874, Bd. 17, p. 113 u. Wissensch. pract. Untersuch. a. d. Gebiete des Pflanzenbaues 1875, I, p. 109; Tietz, Keimung einiger Coniferen u. Laubhölzer 1874; Just, Cohn's Beitr. z. Biolog. 1877, Bd. 2, p. 324; N. J. C. Müller, Bot. Unters. 1879, Bd. II, p. 1; Kirchner, Cohn's Beitr. z. Biolog. 1883, III, p. 339; Askenasy, Ber. d. bot. Gesellsch. 1890, p. 61. — Tabellarische Zusammenstellung von Thatsachen bei Nobbe, Samenkunde 1876, p. 231; Detmer, Vergl. Physiol. d. Keimungsprocesses 1880, p. 425.

Algen. Oltmanns, Jahrb. f. wiss. Bot. 1891, Bd. 23, p. 358; Klebs, Bedingungen d. Fortpflanzung 1896 u. d. dort. cit. Lit. — Ferner die p. 88 cit. Lit. über die Flora von Thermen.

---

1) Ueber eine andere Einrichtung für bestimmte Zwecke vgl. Jost, Bot. Ztg. 1897, p. 25.

2) Uloth (Flora 1871, p. 185; 1875, p. 266) beobachtete, dass Keimwurzeln gewisser Pflanzen auch im Eis wachsen und in diesem vordringen. Letzteres ist mit Rücksicht auf die physikalischen Eigenschaften des Eises und die von wachsenden Pflanzen leistbare Aussenarbeit (II, § 35) wohl zu verstehen.

3) Siehe z. B. Oltmanns, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 23, p. 362.

4) Siehe z. B. Zimmermann, Das Mikroskop 1895, p. 224; Behrens, Zeitschr. f. wiss. Mikroskop. 1895, Bd. 12, p. 2; R. Kraus, Centralbl. f. Bacteriol. 1898, I. Abth., Bd. 23, p. 16, sowie die Preiscouranten der Lieferanten.

5) Pfeffer, Zeitschr. f. wiss. Mikroskop. 1890, Bd. 7, p. 433.

Pilze. Literaturangaben bei de Bary, Pilze 1884, p. 375, 379; Zopf, Pilze 1890, p. 201. Ausserdem: Cohn, Bericht d. schles. Gesellsch. f. vaterl. Cultur 1888, p. 150; Schostakowitsch, Flora Egsbd. 1895, p. 369; Thiele, Temperaturgrenzen d. Schimmelpilzes 1896; Klebs, Bedingungen d. Fortpflanzung 1896, p. 446 ff.; Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 33, p. 549; 1900, Bd. 35, p. 80.

Saccharomyces. Pedersen, Rech. s. quelques facteures qui ont influence s. l. propagation d. l. levure 1878 (Sep.); E. Ch. Hansen, Meddelelser f. Carlsberg Laborat. 1888, Bd. II, französ. Resum. p. 114. Zusammenstellungen bei A. Jörgensen, Mikroorganismen d. Gährungsindustrie 1898; Ad. Mayer, Gährungschemie 1895, IV. Aufl., p. 150.

Bacterien. Lit. bei Flügge, Mikroorganismen 1896, III. Aufl. I, p. 132; Migula, System d. Bacter. 1897, I, p. 358; Lafar, Techn. Mykologie 1897, I, p. 70. — Speciell thermophile Bacterien L. Rabinowitsch, Zeitsch. f. Hygiene u. Infectionskrankheiten 1895, Bd. 20, p. 154; Kedzior, Centralbl. f. Bacteriol. 1897, II. Abth., Bd. III, p. 154; M. Miyoshi, Journal of the College of Science Tokyo 1897, Bd. 10, p. 143; O. Laxa, Centrbl. f. Bacteriol. 1898, II. Abth., Bd. 4, p. 362; P. Tsiklinsky, Annal. d. l'Institut Pasteur 1899, Bd. 13, p. 500, 788; Sames, Centralbl. f. Bacteriol. I. Abth. 1900, Bd. 28, p. 444; Michaelis, Centralbl. f. Bacteriol. II. Abth. 1900, Bd. VI, p. 231.

Abschnitt III.

Einfluss des Lichtes.

§ 23. Allgemeines.

Diejenigen Bacterien und Pilze, die dauernd in voller Finsterniss leben und gedeihen, lehren, dass das Licht nicht zu den allgemein nothwendigen Aussenbedingungen gehört. Zu diesen zählt aber das Licht bei allen Organismen, die auf die photosynthetische Gewinnung der organischen Nahrung angewiesen sind und die desshalb im tiefen Schatten des Waldes, in einer gewissen Wassertiefe u. s. w. nur kümmerlich oder endlich gar nicht mehr fortkommen. Dass aber, abgesehen von dieser energetischen Bedeutung des Lichtes, die Wachsthums- und Gestaltungsthätigkeit gewisser Pflanzen oder bestimmter Organe einer Pflanze in erheblichem Maasse durch die Beleuchtung beeinflusst werden, beweist die abnorme Gestaltung, welche die Sprosse von Keimpflanzen u. s. w. im Dunklen annehmen. Diese Beeinflussung ist indess nicht auf die grünen Pflanzen beschränkt, die im Dunklen zudem durch das Unterbleiben der Chlorophyllbildung ein abnormes Aussehen gewinnen (I, p. 317), sondern findet sich auch bei manchen Pilzen, die bei Lichtmangel gewisse Organe nicht formiren oder sich anderweitig in abnormer Weise gestalten.

Eben weil das Licht nicht, wie ein gewisses Ausmaass der Wärme, eine generelle Lebensbedingung ist, kann auch bei der lichtbedürftigen Pflanze ein Theil der Organe dem Lichte entzogen sein. Thatsächlich entwickeln sich die

Erdwurzeln zumeist im Dunklen und bei dicken oberirdischen Organen gelangt nur wenig Licht zu den inneren Geweben (I, p. 329). In zweckentsprechender Weise ist denn auch eine formative Beeinflussung durch das Licht besonders an solchen Organen zu finden, die zur Ausnutzung der Lichtstrahlen bestimmt sind oder die durch die Lichtreaction da entstehen oder dahin geführt werden, wo sie ihre Functionen (Ausstreuen von Sporen, Fixirung an das Substrat etc.) zu vollbringen haben. Mit Rücksicht auf diese und andere Verhältnisse ist es, wie schon (p. 81) erwähnt wurde, begreiflich, dass im allgemeinen durch das Licht auffälligere formative Reactionen veranlasst werden, als durch die Wärme.

Aus dem normalen Gedeihen in dem täglichen Beleuchtungswechsel ist ferner zu entnehmen, dass durch Verdunkelung nicht, wie durch eine weitgehende Herabsetzung der Wärme, eine Hemmung oder ein Stillstand des Wachsens bewirkt wird. Vielmehr vermag die in Lichtstimmung (Phototonus) versetzte Pflanze nach Entziehung der Beleuchtung normal weiter zu arbeiten, bis endlich bei dauerndem Aufenthalt im Dunkeln Starre eintritt oder die Wachsthumsthätigkeit in abnorme Bahnen gelenkt wird. Diesen Verhältnissen, die sich, soweit es sich um Lichtstimmung handelt, auch bei der besten Versorgung mit Nahrung einstellen, kann sich bei den autotrophen Pflanzen, in Folge der Unterbrechung der photosynthetischen Thätigkeit, der Nahrungsmangel mit allen seinen Consequenzen beigesellen. So lange indess die Pflanze (oder ein Organ) sich im wachsthumsthätigen Zustand befindet, scheint der Regel nach durch Verdunkelung eine gewisse Beschleunigung, durch Erhellen eine gewisse Verlangsamung der Zuwachsbewegung verursacht zu werden.

Natürlich muss man die verschiedenen Lichtwirkungen auseinanderhalten, die häufig gleichzeitig eintreten und ineinandergreifen. Zu diesen gehören ebenso die photosynthetische Leistung mit allen sich anschliessenden Folgen, sowie die nur veranlassenden und dirigirenden Einwirkungen, die wiederum (vgl. II, p. 85) verschiedenartig und mannigfach combinirt sein können. Auch ist zu bedenken, dass die im Tageslicht vereinten, verschiedenartigen Strahlen physiologisch ungleichwerthig sind (II, § 27) und dass durch die zunächst localisirte energetische oder auslösende Lichtwirkung mit der Zeit nähere oder fernere Theile in Mitleidenschaft gezogen werden können.

Im Folgenden werden wir unser Augenmerk speciell auf die auslösenden Wirkungen des Lichtes und nur soweit als nöthig auf die Folgen der Realisirung oder Nichtrealisirung des photosynthetischen Nahrungsgewinnes richten, während Effecte, die auf die Erwärmung oder auf die Transpirationssteigerung (I, § 39) durch die Insolation fallen, nicht berücksichtigt werden. Auch kommen hier die heliotropischen Krümmungen (Kap. XIII) gar nicht und die formative Wirkung einer einseitigen Lichtwirkung nur nebenbei (vgl. II, § 24) zur Behandlung[1]).

---

1) Vgl. Bd. I, § 62. Ueber die pflanzengeographische Bedeutung der Beleuchtung siehe Schimper, Pflanzengeographie 1898, p. 61. Speciell für Algen vgl. Berthold, Mitth. d. zool. Station zu Neapel 1882, Bd. 3, p. 393; Oltmanns, Jahrb. f. wiss. Bot. 1891, Bd. 23, p. 416. Siehe auch dieses Buch Bd. I, p. 337.

§ 24. Photomorphotische Wirkungen.

Die Erfahrungen über die Beeinflussung der formativen Thätigkeit durch die Beleuchtung lehren wiederum in sehr anschaulicher Weise, dass durch dasselbe Agens, je nach den Eigenschaften des Organismus und der einzelnen Organe, sehr verschiedenartige Erfolge veranlasst werden. Denn während die Gestaltung gewisser Pflanzen im Dunkeln und am Licht übereinstimmend oder ähnlich ausfällt, wird in anderen Fällen das Wachsthum des einen Organes gefördert, des anderen Organes aber verlangsamt oder sistirt. Ebenso ist wohl in gewissen, aber nicht in allen Fällen Beleuchtung nothwendig, um die Neubildung eines Organes zu veranlassen. Sachgemäss muss sich aber eine allgemeine Physiologie darauf beschränken, die Mannigfaltigkeit der formativen Beeinflussung durch eine Reihe von Beispielen zu erläutern.



Fig. 18. Aus der Kartoffelknolle erwachsene Pflanzen, *A* im Licht, *B* im Dunkeln. Die Internodien sind in gleicher Weise von unten ab nummerirt.

Bei der als **Etiolement oder Vergeilung** bezeichneten abnormen Gestaltung von Keimpflanzen, Zweigen u. s. w. im Dunkeln, werden (abgesehen von dem Unterbleiben des Ergrünens I, § 58) vielfach die Internodien länger, während die Blätter kleiner, z. Th. sehr klein ausfallen (Fig. 18)[1]. Dass indess nicht alle Pflanzen gleich reagiren, beweisen u. a. die langgestreckten Blätter von Liliaceen etc., die im Dunkeln länger,

1) Lit. Sachs, Bot. Zeitung 1863. Beilage; G. Kraus, Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. 7, p. 209; Wiesner, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1893, Bd. 102, I, p. 319; Bericht. d. bot. Gesellsch. 1891, p. 46; Rauwenhoff, Annal. d. scienc. naturell. 1878, VI. sér., Bd. 5, p. 311; C. Kraus, Ueber einige Beziehungen des Lichtes zur Stoff- und Formbildung, 1878 (Sep. a. Forsch. a. d. Gebiete d. Agriculturphysik Bd. 2); Godlewsky, Biol. Centralbl. 1889, Bd. 9, p. 481; H. Ricôme, Compt. rend. 1900, Bd. 31, p. 1251, sowie die weiterhin cit. Arbeiten von Wiesner, Bonnier, Teodoresco u. s. w. Vgl. auch Bd. I, § 62, 27. — Ueber die im Dunkeln ergrünenden und nicht ergrünenden Nadelblätter d. Coniferen siehe Wiesner, l. c. 1893, p. 344; Jost, Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, Bd. 27, p. 442.

aber schmäler werden[1]). Ferner ist Beta vulgaris ein Beispiel dafür, dass ein etiolirendes breites Blatt eine ziemliche Grösse erreicht. Die Ueberverlängerung gewisser Blätter ist übrigens durchaus zweckentsprechend, um z. B. die Hervortreibung aus verdunkelnden Blattscheiden oder aus dem Boden dann zu beschleunigen und zu sichern, wenn die Zwiebel, der Same etc. von einer höheren Bodenschicht bedeckt sind. Für diesen Zweck ist auch die Ueberverlängerung der Internodien dann wichtig, wenn durch die Streckung dieser die Blätter an Luft und Licht zu bringen sind (vgl. I, p. 139 und ibid. Fig. 14). Ferner ist es vortheilhaft, wenn im Dunkeln eine weitgehende Ausbildung der Blätter unterbleibt, die nur im Licht ihre functionelle Aufgabe erfüllen können.

Sofern aber z. B. die Cotyledonen nicht über den Boden hervortreten sollen (Pisum, Aesculus, Tropaeolum etc.), erfährt das hypocotyle Glied im Dunkeln keine oder doch keine auffällige Ueberverlängerung. Dieses ist auch der Fall bei dem Hopfenstengel, den Frühjahrstrieben von Dioscorea Batatas, den untersten Internodien des Sprosses von Bryonia dioica (Sachs, Wiesner l. c.). An den chlorophyllführenden Flachstengeln treten aber bei Lichtmangel wiederum auffallende formative Veränderungen auf, die bei Phyllocactus, Opuntia u. s. w. so weit gehen, dass der Stengel im Dunkeln einen mehr oder minder radiären Bau annimmt[2]). Dieser kommt im Dunkeln auch den zur assimilatorischen Thätigkeit bestimmten Luftwurzeln gewisser Orchideen zu, die am Licht flach werden[3]). Ferner wächst die grüne Luftwurzel von Taeniophyllum Zollingeri nur am Licht[4]). Dagegen gewinnen die gewöhnlichen Erd- und Wasserwurzeln mit und ohne Beleuchtung eine ähnliche Gestaltung[5]).

Auf die Gestaltung der etiolirenden Pflanze hat schon eine schwache continuirliche oder intermittirende Beleuchtung einen merklichen Einfluss. Wie im Experimente, so kann man auch beim Vergleich sonniger und schattiger Standorte in der Natur (wo allerdings ausser Licht auch andere Factoren mitspielen) sehen, dass mit steigender Beleuchtung die Internodien kürzer, der Wuchs also gedrungener wird, während die Blätter bei einer gewissen mittleren Beleuchtung die maximale Flächengrösse erreichen[6]). Es ergiebt sich das als Folge davon,

---

1) Ausnahmen siehe bei Walz, Bot. Jahresber. 1875, p. 787; Wiesner 1893, l. c. p. 319.

2) Vöchting, Jahrb. f. wiss. Bot. 1894, Bd. 26, p. 465; Goebel, Flora 1895, p. 96; Organographie 1898, I, p. 213. Der etiolirte Spross wird im Dunkeln zumeist länger, obgleich die einzelnen Internodien zum Theil kürzer ausfallen.

3) Janczewski, Annal. d. scienc. naturell. 1885, VII.sér., Bd. 2, p. 55; Goebel, Organographie p. 212.

4) Wiesner, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1897, Bd. 106, I, p. 97.

5) Nobbe, Versuchsstat. 1867, Bd. 9, p. 80; Famnitzin, Bot. Zeitung 1873, p. 366; Strehl, Unters. ü. d. Längenwachsthum 1874, p. 24; Walz, Bot. Jahresber. 1875, p. 787; Godlewski, Bot. Ztg. 1879, p. 91; Teodoresco, Annal. d. scienc. naturell. 1899, VIII. sér., Bd. 10, p. 211. Vgl. Bd. I, § 26.

6) Sachs, Experimentalphysiol. 1863, p. 33; Bot. Ztg. 1871, p. 681; Stahl, Ueber d. Einfluss des sonnigen u. schattigen Standorts etc. 1883, p. 29; Dufour, Annal. d. scienc. naturell. 1887, VIII. sér., Bd. 5, p. 407; Wiesner, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1893, Bd. 102, I, p. 321; Teodoresco, Revue généraI. d. Bot. 1899, Bd. 11, p. 433 u. die Bd. I, p. 343 citirte Lit. Da, wo Epheu an einschüssigen Felsen wächst, kann man gut die Abstufung der Blattgrösse übersehen.

dass in dem im Dunkeln klein bleibenden Blatte durch das Licht das Wachsthum angeregt, mit steigender Intensität der Beleuchtung aber (wie in den Internodien) verlangsamt wird (II, § 25). Jedoch ist mit der grössten Oberfläche zumeist nicht die ansehnlichste Dicke, Gewebedifferencirung, Gewichtsgrösse und somit auch nicht die höchste assimilatorische Leistungsfähigkeit erreicht[1]).

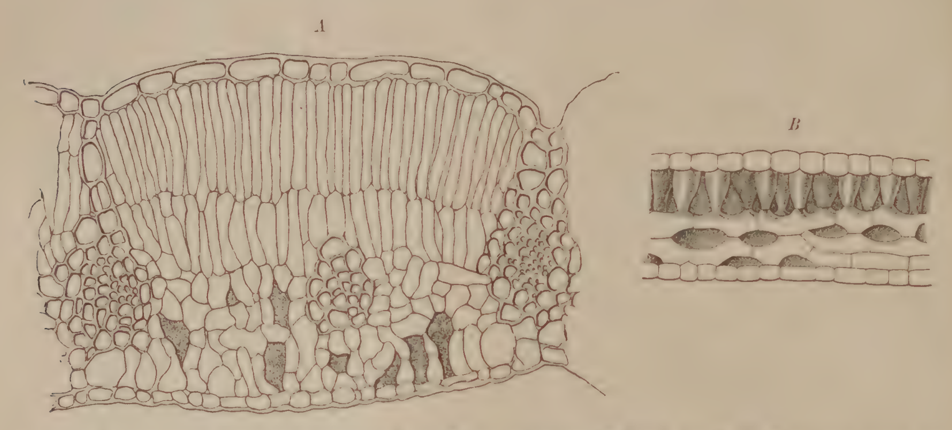


Fig. 19. *A* Querschnitt durch ein Sonnenblatt von Fagus sylvatica; *B* desgl. durch ein Blatt von einem sehr schattigen Standort. (Nach Stahl.)

Es wurde schon früher darauf hingewiesen, dass den Blättern eine zweckentsprechende Reactionsfähigkeit zukommt, und dass insbesondere mit zunehmender Beleuchtung die Differencirung des Pallisadenparenchyms gesteigert wird, das vielfach im tiefen Schatten nur wenig oder gar nicht zur Ausbildung kommt (Fig. 19)[2]). Ferner wird in Blättern und etiolirenden Stengeln die Verdickung und damit die Festigkeit der Wandungen mehr oder weniger reducirt[3]). Dess-

1) Vgl. Bd. I, § 62. Géneau de Lamarlière, Revue général. d. Botan. 1892, Bd. 4, p. 481.

2) Bd. I, p. 345 und die dort citirt. Lit., sowie Haberlandt, Physiol. Anatom. 1896, II. Aufl., p. 253, 260. Ferner E. Teodoresco, Annal. d. scienc. naturell. 1899, VIII. sér., Bd. 10, 433 u. Revue général. l. c. — Bei zu intensivem Licht wird die Gewebedifferencirung wieder reducirt. Bonnier, Rev. général. d. Botan. 1895, Bd. 7, p. 412. — Ueber Marchantia vgl. Kammerling, Flora 1897, Ergsbd. p. 53. [J. Thomas, Rev. général. d. Botan. 1900, Bd. 12, p. 394 subterrane Blätter.]

3) G. Kraus, Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. 7, p. 209; Batalin, Bullet. d. l'Academ. de St. Pétersbourg 1871, Bd. 15, p. 21; Rauwenhoff, Annal. d. scienc. naturell. 1878, VI. sér., Bd. 5, p. 267. Näheres in diesen und in den in der vorigen Anmerkung citirten Arbeiten. Es ist gut zu verstehen, dass bei der Ueberverlängerung der Stengel die Zellen gewöhnlich etwas länger werden als in normalen Internodien, während sie in den kleinbleibenden Dunkelblättern kleiner bleiben. Vgl. II, § 11 u. 12. Ferner G. Kraus, l. c. p. 234, 259; Rauwenhoff, l. c. p. 285, 310; Batalin, Bot. Ztg. 1871, p. 676; Prantl, Arbeit. d. Würzburger Instituts 1873, Bd. I, p. 384. — Auf die grössere Weichheit der etiolirten Pflanzen machte schon Hales (Statik 1748, p. 188) aufmerksam. Knight (Philosoph. transact. 1801, II, p. 348) zeigte, dass die von Erde entblössten Wurzeln festeres Holz bilden. Vgl. auch Wiesner, Bot. Ztg. 1884, p. 675. — Ueber Verhalten d. Haare beim Etioliren Schober, Bot. Centralbl. 1886, Bd. 28, p. 39; der Cystolithen, Kohl, Kalksalze u. Kieselsäure i. d. Pflanze 1889, p. 139.

halb sind die etiolirten Stengel minder tragfähig und durch die geringere Festigung in dem Basaltheil des Halmes, der bei dichtem Stande stark beschattet ist, wird zumeist das Lagern des Getreides verursacht (I, p. 431). In Folge der geringeren Festigkeit der Wandungen bildet sich in den etiolirten Stengeln auch eine schwächere Gewebespannung aus, die zudem durch das relativ geförderte Wachsthum der Rinde zuweilen derart verändert wird, dass die negative Spannung dieser (II, § 18) in eine positive Spannung übergeht[1]).

Das Etiolement wurde als ein vom Lichtmangel abhängiger Vorgang bereits von Ray[2]) und Bonnet[3]) erkannt. Nachdem dann Senebier[4]) und de Candolle[5]) das specifisch ungleiche Verhalten verschiedener Pflanzen und Pflanzentheile betont hatten, wurden unsere Kenntnisse über diesen Gegenstand durch Sachs, G. Kraus, sowie durch die anderen schon genannten und noch zu nennenden Forscher erweitert.

Führt man einen Spross in einen dunklen Raum (Fig. 20), so etiolirt (wie schon Senebier wusste) nur der dem Licht entzogene Theil und demgemäss nehmen die fortwachsenden Sprosstheile wiederum die normale Gestalt an, wenn sie aus dem Dunkelraum an das Licht geleitet werden. Da unter diesen Umständen ein allgemeiner Hungerzustand vermieden ist, so fallen an den localisirt verdunkelten Partien die Blätter häufig etwas, zuweilen auch erheblich grösser aus, als an einer total verdunkelten Pflanze[6]). Andererseits kann aber die begünstigte Entwickelung der am Licht befindlichen Theile in correlativer Weise hemmend auf die verdunkelten Organe wirken. In der That erhielt Jost[7]) an den verdunkelten Sprosstheilen von Mimosa pudica und Phaseolus multiflorus farblose Blätter von normaler Grösse und Gestaltung, als er die Zuwachsthätigkeit an den beleuchteten Theilen durch die Entfernung aller Knospen verhinderte. Weiter unterbleibt nach Jost[8]) an einem verdunkelten Buchenzweig das Austreiben der Knospen, das an dem von der Mutterpflanze getrennten Zweige auch im Dunkeln stattfindet. Ferner wurde an den Keimpflanzen von Raphanus sativus von Godlewski[9]) nachgewiesen, dass die gesteigerte Wachsthumsthätigkeit des hypocotylen Gliedes das Wachsthum der Cotyledonen vermindert und umgekehrt. Da die Correlationen immer

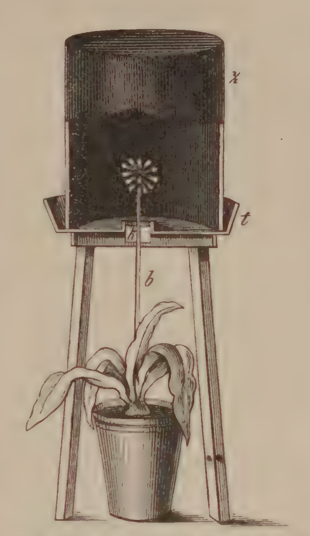


Fig. 20. Der Gipfel des Blüthensprosses *b* ist in die Oeffnung (*k*) der Thonschale *t* mit Hilfe von Kork und Watte lichtdicht eingeführt. Der Dunkelcylinder *z* wird in den in der Thonschale befindlichen dunklen Sand eingedrückt. Verschiedene Einrichtungen für localisirtes Verdunkeln sind in den Arbeiten von Sachs, Vöchting, Jost, Teodoresco u. s. w. beschrieben.

1) Sachs, Bot. Ztg. 1863, Beilage p. 13; G. Kraus, l. c. p. 240. 250. Vgl. auch Rauwenhoff, l. c. p. 295.

2) Ray, Historia plantarum 1686, Bd. 1, p. 15.

3) Bonnet, Unters. über d. Nutzen d. Blätter, übers. von Arnold, 1762, 122—189.

4) Senebier, Phys.-chem. Abhandl. 1785, II. Thl., p. 52, 103, 110 u. a.

5) A. P. de Candolle, Physiolog. végétale 1832, Bd. 3, p. 1078. De Candolle nahm irrig an, dass nur grüne Pflanzentheile etioliren.

6) Sachs, Vorlesungen 1887, II. Aufl., p. 541; Amelung, Flora 1894, p. 204; Teodoresco, Rev. général. d. Bot. 1889, Bd. 11, p. 369.

7) Jost, Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, Bd. 27, p. 478; 1898, Bd. 31, p. 377.

8) Jost, Ber. d. bot. Gesellsch. 1894, p. 194.

9) Godlewski, Bot. Ztg. 1879, p. 105.

eine Rolle spielen (II, Kap. VIII), so ist z. B. im näheren zu entscheiden, ob die Vermehrung der Ausläufer und Klettersprosse von Glechoma hederacea und Ampelopsis hederacea in schwacher Beleuchtung[1]) auf einer directen Förderung dieser Organe beruht oder indirect durch die Retardirung des Wachsthums der Hauptsprosse veranlasst wird. (Ueber Blühen siehe II, p. 104.)

Auf correlativen Wirkungen beruht es z. B. auch, dass die zu Knospenschuppen bestimmten Blattanlagen sich zu Laubblättern entwickeln, wenn durch das Entfernen der Laubblätter die inneren Dispositionen verschoben werden (II, § 45). Andere Niederblätter, wie die an den Rhizomen von Adoxa, Paris u. s. w. sind dagegen nicht befähigt, am Licht zu Laubblättern zu werden. Diese Befähigung kommt aber den Blattanlagen an den Ausläufern von Hieracium[2]), Circaea[3]) etc. zu, die sich demgemäss in der Erde zu Niederblättern, am Licht zu Laubblättern entwickeln.

Niedere Pflanzen. Wie bei den höheren, so wird auch bei den niederen Pflanzen die formative Thätigkeit in verschiedener Weise durch das Licht beeinflusst. Das gleiche Verhalten der Pilze ist aber desshalb besonders wichtig, weil bei diesen nicht, wie bei den autotrophen Pflanzen, durch die Verminderung der Beleuchtung die Nahrungszufuhr reducirt oder aufgehoben wird. Diese Beschränkung der Nahrungszufuhr übt zwar immer einen Einfluss aus, indess werden bei den autotrophen Pflanzen ebensogut wie bei den heterotrophen Pflanzen das Etiolement, sowie die übrigen Photomorphosen in erster Linie durch besondere Reizwirkungen des Lichtes veranlasst. Durch diese und die sich anschliessenden Correlationen wird es also auch bewirkt, dass gewisse Pilze, Algen, Moose im Dunkeln oder bei schwacher Beleuchtung zwar noch wachsen, jedoch dabei nicht über ein bestimmtes vegetatives Jugendstadium hinauskommen und es demgemäss nicht bis zur Bildung von Fortpflanzungsorganen bringen.

Pilze. Während Coprinus nycthemerus im Dunkeln nur Mycel entwickelt, bilden Cop. stercorarius, plicatilis, ephemerus Fruchtkörper ohne oder mit unvollständigen Hutanlagen. Jedoch vermag Coprinus stercorarius über 15 C. (II, p. 91), sowie bei Entstehung aus Sclerotien (Gräntz p. 69) vollkommene Hüte auszubilden[4]). Bei diesen und einigen anderen Coprinus-Arten tritt mit oder ohne Hut im Dunkeln eine sehr ansehnliche, bei Coprinus ephemerus aber eine minimale Verlängerung des Hutstieles ein.

Ferner unterbleibt im Dunkeln bei Pilobolus microsporus, nicht aber bei anderen Arten dieses Genus und bei vielen anderen Mucorineen die Bildung des Sporangiums[5]). Jedoch kann das Licht begünstigend wirken, da nach A. Lendner[6]) Mucor flavidus bei bestimmter Ernährung nur bei Beleuchtung Sporangien producirt. Diese entstehen bei Mucor racemosus im Dunkeln, bilden aber unter bestimmten Ernährungsbedingungen die Sporen nur im Licht. Auch bei Vorhandensein des Köpfchens führen die Sporangienträger verschiedener (nicht aller) Mucorineen im Dunkeln eine zum Theil bedeutende Ueberverlängerung aus. Diese ist bei Pilobolus microsporus gering, wenn durch vorausgegangene Beleuchtung die Sporangiumbildung inducirt und

1) Maige, Compt. rend. 1898, Bd. 127, p. 420.

2) Nägeli, Sitzungsb. d. Münch. Akad. 1866, II, p. 209.

3) Goebel, Bot. Ztg. 1880, p. 794; Organographie 1898, I, p. 220.

4) Brefeld, Unters. a. d. Gesammtgeb. d. Mykolog. 1889, Heft 8, p. 275; 1877, Heft 3, p. 87, 114; Bot. Ztg. 1877, p. 402; Fr. Gräntz, Einfluss d. Lichtes a. d. Entwickelung einiger Pilze. Leipziger Dissert. 1898, p. 20.

5) Brefeld, Unters. a. d. Gesammtgeb. d. Mykolog. 1881, Heft 4, p. 76 u. 1889, Heft 8, p. 275; Gräntz, l. c. p. 6.

6) A. Lendner, Annal. d. scienc. naturell. 1897, VIII. sér., Bd. 3, p. 60.

damit das Spitzenwachsthum (II, § 2) abgeschlossen wurde. Durch die Fortdauer dieses apicalen Wachsthums erreichen aber die köpfchenlosen Träger bei Pilobolus im Dunkeln mit der Zeit eine sehr ansehnliche Länge. Uebrigens genügt eine verhältnissmässig kurze Beleuchtung ($^1/_4$—5 Std. bezw. 3—20 Std.), um bei Pilobolus microsporus die Anlage und Fortbildung des Sporangiums, bei Coprinus die Weiterentwickelung des Hutes zu induciren (Gräntz, l. c. p. 38, 49).

Wie sich aus den vorliegenden Beobachtungen ergiebt, finden sich solche Verschiedenheiten und Eigenthümlichkeiten auch bei anderen Pilzen [1]). So ist bei vielen Hymenomyceten das Licht zur Anlage oder Ausbildung des Hutes nothwendig, während sich bekanntlich Agaricus campestris im Dunkeln normal entwickelt. Ferner bleibt z. B. Sphaerobolus stellatus im Dunkeln steril (Brefeld). Dagegen bedürfen die gewöhnlichen Schimmelpilze (Penicillium glaucum, Aspergillus niger, Mucor stolonifer etc.) des Lichtes nicht, das nach Elfving (l. c. p. 50) schon bei mittlerer Intensität die durch das Trockengewicht bemessene Production etwas herabsetzt. Die von Klein [2]) beobachtete Hemmung der Conidienbildung am Licht deutet vielleicht auf eine tiefe Lage des Lichtoptimums hin (II, § 25). — Ueber Heliotropismus vgl. II, Kap. XIII.

Auch bei **Algen** und **Moosen** kommen gewisse Etiolementserscheinungen vor [3]). Ausserdem bringt es z. B. Batrachospermum bei schwachem Licht und ganz üppigem Wachsthum nicht über die als Chantransia beschriebene Form des Vorkeims [4]). Ferner genügt bei den Laubmoosen für die Keimung der Sporen und die Entwickelung von Protonema eine schwache Beleuchtung, in der die Bildung von Knospen unterbleibt [5]). Analog bringen es die in schwachem Licht keimenden Lebermoose zum Theil nicht einmal bis zur Bildung der Keimscheibe [6]). Unter diesen Umständen kommt es also nicht zur Erzeugung von Fortpflanzungsorganen, deren Formation auch in manchen anderen Fällen vom Licht abhängt. So entstehen bei Vaucheria repens, clavata die Zoosporen schon bei schwacher, die Sexualorgane aber erst bei etwas stärkerer Beleuchtung [7]). Aehnlich verhält sich Oedogonium diplandrum, und auch bei Spirogyra wird die Copulation durch Licht begünstigt [8]) (vgl. II, § 57).

---

1) Von weiterer Lit. sei noch genannt: Schulzer v. Müggenburg, Flora 1878, p. 122; Schröter, Jahresb. d. Schlesisch. Ges. f. vaterl. Cultur 1884, p. 290; R. Hartig, d. ächte Hausschwamm 1885, p. 18; Fr. Elfving, Einwirkung d. Lichtes auf Pilze 1890; Bachmann, Bot. Ztg. 1895, p. 130; Klebs, Bedingungen d. Fortpflanzung 1896, p. 475; C. Holtermann, Mykol. Unters. a. d. Tropen 1898, p. 92, 114. Vgl. auch Zopf, Pilze 1890, p. 199; Goebel, Organographie 1898, I, p. 221. Aeltere Lit. findet sich an diesen Stellen citirt. Klebs, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 140; Ch. Ternetz, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 309.

2) L. Klein, Bot. Ztg. 1885, p. 6.

3) Vgl. z. B. Berthold, Jahrb. f. wiss. Bot. 1882, Bd. 13, p. 672; Klemm, Flora 1893, p. 469; Goebel, Organographie 1898, I, p. 221 und die weiterhin citirten Schriften. — Ueber das Etiolement einer Flechte (Baeomyces) siehe Krabbe, Bot. Ztg. 1882, p. 93.

4) Sirodot, Les Batrachospermes 1884; Goebel, Flora 1889, p. 6; Klebs, Biolog. Centralbl. 1893, p. 646. — Ueber ähnliche Verhältnisse bei anderen Algen vgl. Berthold, l. c. p. 673.

5) Goebel, Klebs, l. c.; Schostakowitsch, Flora 1894, p. 358.

6) Leitgeb, Die Keimung d. Lebermoossporen in ihrer Beziehung zum Licht 1876, p. 3 (Sep. a. Sitzungsb. d. Wien. Akad.); Goebel, Klebs, Schostakowitsch l. c.; Goebel, Organographie 1898, I, p. 205.

7) Klebs, Bedingungen d. Fortpflanzung 1896, p. 19. Uebrigens wird, wie in anderen Fällen, das Lichtbedürfniss durch die übrigen Bedingungen verschoben.

8) Klebs, l. c. p. 246, 276. In diesem Werke finden sich auch noch weitere Beispiele. — Ueber Prothallien der Farne siehe Prantl, Bot. Ztg. 1879, p. 701; Klebs, Biol. Centralbl. 1893, Bd. 13, p. 652; C. Heim, Flora 1896, p. 329.

Blüthen. Auch bei manchen Blüthenpflanzen werden in einer schwachen Beleuchtung nicht alle Entwickelungsstufen erreicht. So bildet Campanula rotundifolia bei schwachem Licht nur Rundblätter, und zu dieser Bildungsthätigkeit kehren auch die mit Langblättern versehenen Sprosse zurück, wenn die bisherige Beleuchtung dauernd herabgesetzt wird[1]. Ferner werden, wie schon lange bekannt ist, in schwacher Beleuchtung von manchen Pflanzen Blüthen spärlich, unvollkommen oder auch gar nicht ausgebildet, während andere befähigt sind, ohne die directe Wirkung des Lichtes die Blüthen anzulegen und zu entfalten[2].

Bei Crocus, Tulipa u. s. w. werden die Blüthen normalerweise im Boden, also im Dunkeln angelegt und gelangen auch, wie schon Senebier[3] hervorhob, bei völligem Lichtabschluss zur normalen Entwickelung. Ausserdem erhielt Sachs[4] normal gestaltete, und abgesehen von den grünen Theilen, normal gefärbte (I, § 88) Blüthen, als er nur einzelne Sprosse von Cucurbita, Ipomoea, Phaseolus, Petunia etc. dem Lichte entzog (Fig. 20, p. 101), und zwar wurden nicht nur die zur Zeit des Verdunkelns schon vorhandenen, sondern zum Theil (Cucurbita, Tropaeolum) die in dem Dunkelraum erst entstandenen Blüthenanlagen entfaltet. Jedoch werden nicht bei allen Pflanzen an den localisirt verdunkelten Sprossen normale Blüthen entwickelt[5]. Ausser der photosynthetischen Nahrungsbereitung ist also bei manchen Pflanzen zur normalen Entwickelung der Blüthen eine gewisse Reizwirkung des Lichtes nöthig. Das lehren auch die Pflanzen, die bei matter Beleuchtung Blüthen nur unvollkommen oder gar nicht bilden, so dass Vöchting (l. c. 1898, p. 47) Mimulus luteus bei schwacher Beleuchtung während 7 Jahren blüthenlos cultiviren konnte. Uebrigens ist hierbei die correlative Wirkung der sich entwickelnden vegetativen Organe in Betracht zu ziehen (II, p. 102 u. § 45, 46). (Ueber farbiges Licht und die Bedeutung der ultravioletten Strahlen siehe II, § 27.)

Allgemeines. Aus den angeführten Beispielen ist zu ersehen, dass sich die formative Wirkung des Lichtes theilweise auf die embryonale Bildungsthätigkeit, theilweise auf die postembryonale Ausgestaltung oder auf beide Phasen erstreckt.

Die Anlage der Organe scheint allerdings in den meisten Fällen auch ohne die Reizwirkung des Lichtes zu Stande zu kommen, die aber z. B. bei gewissen Cryptogamen und Phanerogamen für die Production der Fortpflanzungsorgane unerlässlich ist. Die an Rhizomen entstehenden und die sich zu oberirdischen

---

1) Goebel, Flora 1896, p. 1; Organographie 1898, I, p. 208. — Nach J. Familler (Flora 1900, p. 95) kann diese Pflanze auch durch andere Störungen zur Bildung von Senkblättern veranlasst werden.

2) Vöchting, Jahrb. f. wiss. Bot. 1893, Bd. 25, p. 155; Ber. d. bot. Ges. 1898, p. 47; Möbius, Biolog. Centralbl. 1892, Bd. 12, p. 109; Beitr. z. Lehre v. d. Fortpflanzung 1897, p. 93; Curtel, Annal. d. scienc. naturell. 1898, VIII. sér., Bd. 6, p. 269; Wiesner, Compt. rend. 1898, 2. Mai u. d. an diesen Stellen citirt. Literatur.

3) Senebier, Physik. chem. Abhandlg. 1785, II. Th., p. 52. Vgl. auch de Candolle, Physiol. végét. 1832, Bd. 3, p. 1081. — Bei Crocus tritt im Dunkeln in der Perigonröhre, die zum Hervorheben aus dem Boden bestimmt ist, eine Ueberverlängerung ein.

4) Sachs, Bot. Ztg. 1863, Beilage p. 15; ebd. 1865, p. 117; Arbeit. d. Würzb. Instituts 1887, Bd. 3, p. 387. Die ältere ist hier citirt. Amelung, Flora 1894, p. 207.

5) Vöchting, l. c. 1893, p. 177; Askenasy, Bot. Ztg. 1876, p. 1; Walz, Bot. Jahresb. 1875, p. 786. Vgl. auch Bd. I, § 88.

Sprossen entwickelnden Knospen lehren z. B., dass das Licht zwar für die Neuentstehung entbehrlich, für die normale Ausgestaltung aber nothwendig sein kann, während umgekehrt auch diejenigen Pilzsporen im Dunkeln keimen, die ohne die Reizwirkung des Lichtes nicht formirt werden. Uebrigens wird die Fortentwickelung der mit oder ohne Lichtreiz gebildeten Knospen im Dunkeln zumeist selbst dann aufgenommen, wenn die Beleuchtung zur normalen und vollständigen Ausgestaltung unerlässlich ist. Das ist u. a. der Fall bei Laubknospen, sowie bei Samen, die in der Natur zum guten Theil im Boden, also bei weitgehender Lichtentziehung zum Keimen gelangen. Dagegen keimen die Sporen gewisser chlorophyllführender Cryptogamen nur im Licht. Ebenso ist der Lichtreiz nothwendig, um in den beim Etiolement klein bleibenden Blattanlagen die Wachsthumsthätigkeit anzuregen, die dann immer eine gewisse Zeit, also nach genügender Reizwirkung unter Umständen bis zur völligen Ausbildung des Organes im Dunkeln fortdauert.

Zur Einleitung der Keimung ist normalerweise Beleuchtung nöthig für die Sporen der Farne[1]), der Laub-[2]) und Lebermoose[3]), sowie für die Brutknospen der Marchantiaceen[4]) und gewisser Laubmoose[5]), während die Sporen von Equisetum[6]), Marsilia, Pilularia auch im Dunkeln keimen. Uebrigens wird in den Sporen der Farne durch Erhöhung der Temperatur auf 32 C.[7]), in den Sporen der Laubmoose durch Zuckerlösung[8]) die Keimung angeregt. Unter den Samen ist für diejenigen von Viscum album das Licht als nothwendig für das Keimen befunden worden, während die Samen der tropischen Viscumarten, sowie die von Loranthus europaeus im Dunkeln keimen[9]). Jedoch übt das Licht augenscheinlich auf die Keimung verschiedener Samenarten einen begünstigenden Einfluss aus. Die zum Theil nicht übereinstimmenden Befunde verschiedener Forscher dürften wenigstens theilweise durch die Ungleichheit des Reifestadiums, der übrigen Aussenbedingungen und der angewandten Lichtintensität bedingt sein[10]). Auch pflegen bei Holzpflanzen

---

1) Borodin, Bullet. d. l'Acad. d. St. Pétersbourg 1868, Bd. 13, p. 432; F. de Forest Heald, Gametophytic Regeneration. Leipziger Dissertat. 1897, p. 44. Die übrige Lit. und die vermuthliche Ursache für abweichende Resultate ist hier nachzusehen. Ueber Etiolement der Farnprothallien siehe Prantl, Bot. Ztg. 1879, p. 701. Ueber den Einfluss des farbigen Lichtes vgl. II, § 27.

2) Borodin, l. c. p. 438; Heald, l. c.

3) Leitgeb, Die Keimung d. Lebermoossporen in ihrer Beziehung zum Licht 1876, p. 3. Sep. a. Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1876, Bd. 74, Abth. 1.

4) Borodin, l. c.; Pfeffer, Arbeit. d. Würzburg. Instituts 1871, Bd. 1, p. 80.

5) Correns, Unters. über Vermehrung der Laubmoose 1899, p. 424.

6) Sadebeck, Bot. Ztg. 1877, p. 44; Stahl, Ber. d. bot. Gesellsch. 1885, p. 334; Heald, l. c. p. 63. Die Pilzsporen keimen zumeist gleich gut im Dunkeln und im diffusen Licht. Vgl. H. Hoffmann, Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 321 u. die Arbeiten von de Bary, Brefeld; ferner Zopf, Pilze 1890, p. 199. Nach de Bary (Annal. d. scienc. naturell. 1863, IV. sér., Bd. 20, p. 37) begünstigt Dunkelheit das Keimen der Sporen von Peronospora macrospora.

7) Heald, l. c. p. 62. Vgl. II, § 22.

8) Goebel, Flora 1896, p. 75; Heald, l. c. p. 54.

9) Wiesner, Ber. d. bot. Gesellsch. 1897, p. 512; Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1894, Bd. 103, Abth. 1, p. 401; 1893, Bd. 102, Abth. I, p. 323. [Nach M. Raciborski (Extrait d. Bullet. d. l'Inst. d. Botan. d. Buitenzorg 1900, N. 6) ist das Licht nothwendig, um in den Samen von Nicotiana die Keimung anzuregen.]

10) E. Heinricher, Ber. d. bot. Gesellsch. 1899, p. 308; Wiesner, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1894, Bd. 103, Abth. 1, p. 427; Jönsson, Bot. Jahresb. 1893, Bd. I, p. 39;

bei guter Beleuchtung zahlreichere Laubknospen auszutreiben, als im Dunkeln. Im Dunkeln und bei schwacher Beleuchtung wird in Folge dieser Hemmung, ferner durch das Absterben einer Anzahl der zur Entwickelung gekommenen Triebe u. s. w. in zweckentsprechender Weise eine minder dichte Verästelung und Belaubung hergestellt, als bei guter Beleuchtung[1]).

Andererseits kann durch eine genügende Steigerung der Lichtintensität (II, § 25) eine Hemmung, also durch Verfinsterung eine Begünstigung des Wachsens bewirkt werden, die bei manchen Objecten schon bei dem Vergleich von diffusem Licht und Dunkelheit gefunden wird. So ist eine Begünstigung der Wurzelbildung durch Verdunkelung an Lichtsprossen der Cacteen, an etiolirten Pflanzen u. s. w. von verschiedenen Forschern beobachtet[2]). Jedoch wird durch eine normale Beleuchtung die Bildung und das Auswachsen der Wurzeln nicht aufgehoben, wie besonders an den von Wasser umspülten Partien der intacten oder abgeschnittenen Sprosse zu sehen ist. Auch haben die Erfahrungen bei Wasserculturen ergeben, dass durch das Licht die Neubildung und Fortbildung von Seitenwurzeln nur etwas verzögert wird (vgl. die p. 98 citirte Literatur). Dagegen wird schon durch eine mässige Beleuchtung der Ausläufer die Bildung der Kartoffelknollen gehemmt, die indess trotz der Beleuchtung dann entstehen, wenn die Gesammtheit der zur Knollenbildung befähigten Sprosse beleuchtet wird[3]). Ferner wird das Auswachsen der Kartoffelaugen durch Beleuchtung verzögert (Vöchting l. c.).

Vermuthlich wird man bei dem Studium der normalerweise im Dunkeln lebenden Organe (und Pilze) noch weitere Fälle finden, in denen die Anlage und Fortbildung eines Organes am besten im Dunkeln von statten geht. Ein Beispiel für die hemmende Lichtwirkung ist auch der Spross von Phyllocactus, dessen Scheitelwachsthum, nachdem es bei Beleuchtung eingestellt ist, durch Verdunkelung wiederum erweckt wird[4]). Ferner wird in den am Licht ausgewachsenen jugendlicheren Internodien von Myriophyllum, Elodea, Ceratophyllum etc. durch Verdunkelung ein gewisses Streckungswachsthum angeregt[5]). Dagegen stellen die Ausläufer von Adoxa im Dunkeln ihr Wachsthum ein und zwar wohl desshalb, weil nunmehr in ihnen die Production von Zwiebelknöllchen veranlasst wird[6]).

Cieslar, Forsch. a. d. Gebiete d. Agriculturphysik 1893, Bd. 6; Nobbe, Samenkunde 1876, p. 239 u. die an diesen Stellen cit. Literatur.

1) Vöchting, Organbildung 1884, II, p. 66; N. J. C. Müller, Botan. Untersuch. Bd. I, 1877, p. 500; Hartig, Lehrb. d. Anat. u. Physiol. 1891, p. 256; Jost, Ber. d. Bot. Ges. 1894, p. 194; Wiesner, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1895, Bd. 104, I, p. 669; Büsgen, Waldbäume 1897, p. 22. Ueber Lichtgenuss vgl. auch Bd. I, p. 343.

2) De Candolle, Annal. d. scienc. naturell. 1826, Bd. 7, p. 12; Pflanzenphysiol. 1835, Bd. 2, p. 341; Sachs, Bot. Ztg. 1863, Beilage p. 1, Arbeiten d. Würzburg. Instituts 1880, Bd. 2, p. 486; Vöchting, Organbildung im Pflanzenreich 1878, p. 148, 152. — Ueber Begünstigung der Rhizoidbildung bei Chara siehe Richter, Flora 1894, p. 407.

3) Vöchting, Bibliothec. botan. 1887, Heft 4; Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 34, p. 1. Hier auch einige Beobachtungen über andere Knollen. Vgl. II, § 45.

4) Vöchting, Jahrb. f. wiss. Bot. 1894, Bd. 26, p. 450, 465.

5) Möbius, Biol. Centralbl. 1894, Bd. 15, p. 33.

6) Stahl, Ber. d. bot. Ges. 1894, p. 389.

Einseitige Beleuchtung. Setzten wir bis dahin eine allseitige Beleuchtung voraus, so sind doch auch stets die Erfolge einer einseitigen Beleuchtung zu beachten, die vielfach in einer verschiedenen Bildungs- und Productionsthätigkeit auf der Licht- und der Schattenseite zum Ausdruck kommen. Wir werden indess diese dorsiventralen Orientirungen und Inductionen, die theilweise direct durch die ungleiche Lichtwirkung auf Licht- und Schattenseite, sowie durch die sich anschliessenden correlativen Einflüsse bewirkt werden, theilweise die Erfolge der auf Unterschiedsempfindung beruhenden Reizung sind, erst in II, Kap. VII behandeln und beschränken uns hier auf die Erwähnung einiger einfachen Fälle (Heliotropismus vgl. II, Kap. XIII).

Nicht selten, so an den Sprossen von Lepismium radicans [1]) und von Hedera helix [2]), treten die Wurzeln allein oder reichlicher an der Schattenseite auf. Auf dieser wachsen auch aus einer Brutknospe von Marchantia [3]) vorwiegend die Rhizoiden hervor, die bei dem Prothallium der Farne nur auf der Schattenseite gebildet werden. Ferner kommen an den Zweigen von Salix, Populus u. s. w. vorwiegend die auf der Lichtseite stehenden Knospen zur Entwickelung [4]). Weiter wird nach Kny [5]) das Wachsthum von Coleochaete an der Lichtseite gefördert. Auch werden wesentlich auf der Lichtseite bei Caulerpa [6]) und manchen anderen Algen diejenigen Sprossungen ausgebildet, die in erster Linie zur Unterbringung der Chlorophyllkörper bestimmt sind. Ferner scheint sich bei Polyporus und einigen verwandten Arten [7]) das sporentragende Hymenium auf der Schattenseite auszubilden.

§ 25. Reaction der phototonischen Pflanze auf Beleuchtungswechsel.

Wir sehen nunmehr ab von den besonderen formativen Reizwirkungen, sowie von der photosynthetischsn Action des Lichtes, setzen also eine genügende Versorgung mit Nahrung voraus, um die allgemeine (formale) Bedeutung des Lichtes zu characterisiren.

Die Beleuchtung ist nicht allgemein nothwendig (II, p. 96), darf aber ein gewisses Maass nicht überschreiten, da eine jede Pflanze bei einer specifisch verschiedenen Lichtintensität zu Grunde geht. Diese obere Grenze wird zwar in der Natur nicht für die normal im vollen Sonnenlicht gedeihenden Pflanzen, wohl aber für viele der typischen Schattenpflanzen erreicht, die bei voller Besonnung in kürzerer oder längerer Zeit absterben. Aehnlich verhalten sich

1) Vöchting, Organbildung 1878, I, p. 148.

2) Sachs, Vorlesungen 1887, II. Aufl., p. 529. Analog verhält sich nach Czapek (Flora 1898, p. 425) das hypocotyle Glied.

3) Zimmermann, Arbeit. d. Botan. Instituts zu Würzburg 1882, Bd. 2, p. 666; Pfeffer, Unters. a. d. Bot. Institut zu Tübingen 1885, Bd. I, p. 530.

4) Wiesner, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1895, Bd. 104, I, p. 685.

5) Kny, Ber. d. bot. Ges. 1884, p. 93.

6) Noll, Arbeit. d. Bot. Inst. in Würzburg 1888, Bd. III, p. 472; Klemm, Flora 1893, p. 472. Vgl. ferner Stahl, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 23, p. 339; Berthold, Jahrb. f. wiss. Bot. 1882, Bd. 13, p. 673.

7) Schulzer v. Müggenburg, Flora 1878, p. 122; Sachs, Arbeit. d. Bot. Inst. in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 252; Holtermann, Mykol. Unters. a. d. Tropen 1898, p. 115.

die Bacterien, unter denen es Arten giebt, die schon in einem mässigen diffusen Tageslicht nicht mehr wachsen. Unmöglich ist es also nicht, dass Organismen existiren, die schon durch eine sehr schwache Beleuchtung derart benachtheiligt werden, dass sie eigentlich nur im Dunkeln wachsen können.

Obiges ergiebt sich aus den allgemeinen Erfahrungen und den Untersuchungen, die als Hauptzweck die Erforschung der tödtlichen Wirkung des Lichtes im Auge hatten[1]). Nähere Studien über das Wachsthum bei Erreichung oder Ueberschreitung der zulässigen Lichtintensität liegen nicht vor, dürften aber zu ähnlichen Resultaten führen, wie sie in Bezug auf das Temperaturmaximum u. s. w. gefunden wurden. Der Wachsthumsstillstand, den Wiesner[2]) an verschiedenen Keimpflanzen schon bei einer Helligkeit ≑ 1300—5000 Wallrathkerzen beobachtete, muss wohl auf anderweitige Wirkungen (Erwärmung, Transpiration) der nahestehenden Gasflamme geschoben werden, denn dieser Stillstand tritt nicht (in feuchter Luft und unter Wasser) in dem sehr viel intensiveren Sonnenlicht ein, und trat in den von Oltmanns (l. c.) benutzten Keimlingen nicht bei Beleuchtung mit electrischem Bogenlicht ein, dessen Helligkeit 500000 Wallrathkerzen (Hefnerlicht) entsprach.

Innerhalb der zulässigen Lichtgrenzen wird, soweit bekannt, in der phototonischen Pflanze durch Verminderung der Beleuchtung eine gewisse Beschleunigung, durch Zunahme der Helligkeit eine gewisse Verlangsamung der Zuwachsbewegung bewirkt. Ein solcher Erfolg wurde, soweit überhaupt Reaction eintrat, an niederen und höheren, an grünen und nichtgrünen, an positiv und negativ heliotropischen Objecten und ebenso an Organen beobachtet, in denen zur Erweckung der Wachsthumsthätigkeit, also zur Herstellung des phototonischen Zustandes, der Lichtreiz nothwendig ist (II, p. 105)[3]). Unter diesen Umständen wird natürlich durch die Beleuchtung, in Folge der Aufhebung der partiellen oder totalen Dunkelstarre, zunächst eine Beschleunigung des Wachsens verursacht. Es ist auch schon hervorgehoben (II, p. 99), dass als Resultate aus dieser phototonischen Wirkung einerseits und der mit der Lichtintensität steigenden Wachsthumshemmung andererseits, die Zuwachsbewegung und somit die Blattgrösse bei einer gewissen Beleuchtung am ansehnlichsten ausfallen muss. Ist dagegen keine phototonische Wirkung nöthig, so wird man im allgemeinen die grösste Wachsthumsschnelligkeit im Dunkeln erwarten dürfen. Dieserhalb nehmen die etiolirenden Stengel etc. vieler Pflanzen im Dunkeln schneller an Länge zu und erreichen, zum Theil unterstützt durch eine längere Dauer des Wachsens, eine ansehnlichere Länge als am Licht.

Da aber das Wachsthum immer aus dem Zusammengreifen verschiedener Factoren resultirt, die nach dem Wechsel der Beleuchtung sogleich oder mit der

---

1) Ueber Schattenpflanzen vgl. Bd. I, p. 344. Ueber Algen, Berthold, Jahrb. f. wiss. Bot. 1882, Bd. 13, p. 569; Ewart, Annals of Bot. 1898, Bd. 12, p. 364; West, ibid. p. 33. Die Literatur über Bacterien ist bei Flügge, Mikroorganismen 1896, III. Aufl., Bd. I, p. 441; Migula, Syst. d. Bacter. 1897, Bd. I, p. 361 zusammengestellt. Ueber Hefe vgl. Lohmann, Einfluss intensiven Lichtes auf die Zelltheilung von Saccharomyces. Rostock 1896, p. 71. — Ueber Pilze vgl. die Notizen II, p. 103. — Siehe ferner II, § 69.

2) Wiesner, Ueber die heliotropisch. Erscheinungen im Pflanzenreich 1878, I. p. 37; 1880, II, p. 13. Vgl. die Kritik bei Oltmanns, Flora 1897, p. 20.

3) Ueber Blätter vgl. Prantl, Arbeit. d. Bot. Instituts in Würzburg 1873, Bd. I, p. 371; G. Kraus, Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. 7, p. 228.

Zeit in einem ungleichen Verhältniss beeinflusst werden, so muss die Curve, durch welche die Abhängigkeit der Zuwachsbewegung von der Beleuchtung dargestellt wird, nicht in allen Fällen übereinstimmend ausfallen. Es ist also wohl möglich, dass die Curve selbst dann secundäre Maxima und Minima[1]) aufzuweisen hat, wenn eine phototonische Anregung oder eine nahrungsbereitende Wirkung des Lichtes nicht in Betracht kommen. Ausserdem ist immer zu bedenken, dass die optimale Gesammtleistung der Pflanze nicht nur von einer möglichst intensiven Wachsthumsthätigkeit, sondern von dem harmonischen Zusammenwirken der gesammten Partialfunctionen abhängt. Dieserhalb giebt es auch für eine jede lichtbedürftige Pflanze in Bezug auf das Licht ein ökologisches Optimum, das im allgemeinen nicht im intensiven Sonnenlicht, sondern zumeist in einem hellen, diffusen, oder bei den Schattenpflanzen sogar in einem mässigen diffusen Licht zu suchen ist[2]). Ueber die Standortsverhältnisse und die Einrichtungen, durch welche in der Natur der Lichtgenuss der Pflanze und ihrer Organe regulirt wird, hat Wiesner (l. c.) nähere Studien angestellt, aus denen auch zu ersehen ist, dass immer nur ein Bruchtheil des zugestrahlten Lichtes wirklich ausgenutzt wird.

Die Wachsthumsschnelligkeit wird in der phototonischen Pflanze (wir sehen also von der secundär eintretenden Dunkelstarre ab) durch den Beleuchtungswechsel viel weniger beeinflusst, als durch den Temperaturwechsel. Denn selbst bei dem Uebergang von einer hellen Beleuchtung zu voller Finsterniss oder umgekehrt, wird die Wachsthumsschnelligkeit gewöhnlich nur um 5—30 Proc., selten um 50 Proc. oder mehr beschleunigt, resp. verlangsamt, und bei schwächerem Beleuchtungswechsel lässt sich eine Reaction nicht immer nachweisen. Ferner bewirkt eine Erhöhung oder Erniedrigung der Temperatur fast augenblicklich eine Veränderung der Wachsthumsschnelligkeit, während bei einem ansehnlichen Lichtwechsel eine solche Veränderung, sogar an den reactionsfähigsten Objecten, gewöhnlich erst nach 10—30 Min. nachweisbar ist. Auch werden wir noch bei der Besprechung der Tagesperiode der Zuwachsbewegung (II, § 58) hören, dass nach einem Lichtwechsel der dem neuen Beleuchtungsverhältniss entsprechende Gleichgewichtszustand nicht selten erst nach 4—12 Stunden erreicht wird. Neben dieser allmählichen Verschiebung der Wachsthumsschnelligkeit scheint durch einen plötzlichen Beleuchtungswechsel der Regel nach keine auffällige transitorische Reaction veranlasst zu werden. Eine solche spielt aber bei den photonastischen Bewegungen mit, in denen die Reaction auf einen Beleuchtungswechsel zum Theil schnell eintritt (II, Kap. XII, vgl. ferner II, Kap. XIV Schreckbewegungen; II, Kap. XV Protoplasmaströmungen. Ueber transitorische Reaction bei Temperaturwechsel siehe II, p. 80).

---

1) Ein solches glaubt Wiesner (l. c. 1880, II, p. 15) in den schon erwähnten Versuchen beobachtet zu haben, in welchen es aber fraglich ist, ob der Effect nur auf die Wirkung der Lichtstrahlen zu schieben ist.

2) Vgl. Bd. I, p. 342; II, p. 78. Wiesner, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1893, Bd. 102, p. 291; 1895, Bd. 104, I, p. 605; 1900, Bd. 109, I, p. 436; Ber. d. bot. Gesellsch. Generalvslg. 1894, p. (78); Denkschrift. d. Wien. Akad. 1896, Bd. 64, p. 73; 1898, Bd. 67, p. 1; Schimper, Pflanzengeographie 1896, p. 61. Zur Abschätzung der herrschenden Lichtintensität wird von Wiesner der Grad der Schwärzung eines photographischen Papiers benutzt.

Der Einfluss der Beleuchtung auf die Zuwachsbewegung wurde von Sachs[1]), Baranetzky[2]) (Sprosse), Prantl[3]), Stebler[4]) (Blätter), Strehl[5]) (Wurzeln) in Verbindung mit der täglichen Wachsthumsperiodicität studirt. (Ueber diese siehe II, § 58.) Auch wurde theilweise schon von diesen Forschern, ferner von Reinke[6]), Vines[7]), Godlewski[8]), Stammeroff[9]) verfolgt, in wie weit eine Verdunkelung oder Erhellung nach kürzerer Zeit eine Beschleunigung oder Verlangsamung der Zuwachsbewegung veranlasst. In den meisten Fällen wurde ein der ausgesprochenen Regel entsprechendes Resultat erhalten. Ein solches wird sich bei genügender Veränderung der Beleuchtung voraussichtlich auch für diejenigen Objecte ergeben, die in den bisherigen Versuchen auf einen Beleuchtungswechsel nicht sicher reagirten. Von H. Müller[10]) und Wiesner[11]) wurde für negativ heliotropische Luftwurzeln, von Fr. Darwin[12]) für die Wurzeln von Sinapis alba, von Stammeroff (l. c. p. 149) für die Rhizoiden von Marchantia ermittelt, dass die negativ heliotropischen Organe (II, Kap. XIII) ebenso wie die positiv heliotropischen reagiren. In einem Versuche Darwin's (l. c. p. 526) mit der Wurzel von Sinapis alba, in welchem der Zuwachs mikroskopisch gemessen wurde (vgl. II, p. 22), stellte sich der mittlere stündliche Zuwachs bei Beleuchtung zwischen 8 U. 38 Min. und 12 U. 8 Min. Morgens auf 0,514 mm, im Dunklen zwischen 12 U. 8 Min. und 5 U. 25 Min. Nachm. auf 0,992 mm. Nun wurde wieder beleuchtet und es wurde dann zwischen 6 U. 40 Min. und 8 U. 25 Min. Abends ein mittlerer Zuwachs von 0,583 mm gefunden.

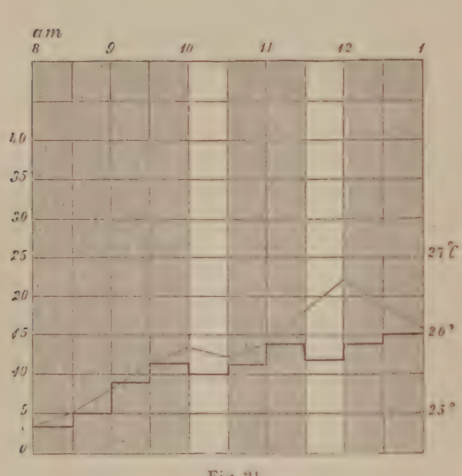


Fig. 21.

In Figur 21 ist das Resultat eines Versuchs von Vines (l. c. p. 138) mit Phycomyces nitens dargestellt, der auf mit Zuckerlösung getränktem Brot cultivirt und dessen Zuwachs mikrometrisch bestimmt wurde. In der Figur geben die Zahlen 0, 5, 10 u. s. w. die Zuwachse in Theilstrichen des Ocularmikrometers, die rechts stehenden Zahlen die Temperatur an, deren Gang durch die schwach aus-

1) Sachs, Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1872, Bd. I, p. 99.

2) Baranetzky, Die tägliche Periodicität im Längenwachsthum 1879. (Sep. a. Mém. d. l'Acad. d. St. Pétersbourg, Bd. 27.)

3) Prantl, Arbeit d. Bot. Instit. in Würzburg 1873, Bd. 1, p. 371.

4) Stebler, Jahrb. f. wiss. Bot. 1878, Bd. 11, p. 47.

5) Strehl, Unters. ü. d. Längenwachsthum d. Wurzel u. des hypocotyl. Gliedes 1874, p. 19.

6) Reinke, Bot. Ztg. 1876, p. 139.

7) Vines, Arbeit. d. Bot. Inst. zu Würzburg 1878, Bd. 2, p. 137.

8) Godlewski. Anzeig. d. Akad. d. Wissensch. zu Krakau 1890, p. 169.

9) K. Stammeroff. Flora 1897, p. 149 (Pilze, Pollenschläuche, Rhizoiden). Ueber Pollenschläuche siehe auch Mangin, Bot. Centralbl. 1887, Bd. 32, p. 68; Kny, Sitzungsb. d. bot. Vereins d. Mark Brandenburg, 12. Juni 1881; Strasburger, Befruchtung u. Zelltheilung 1877, p. 23. Ueber Pilze Einiges in der p. 102 citirten Literatur.

10) H. Müller, Flora 1876, p. 95.

11) Wiesner, Die heliotrop. Erscheinungen 1880, II, p. 17.

12) Fr. Darwin, Arbeit. d. Bot. Inst. in Würzburg 1880, Bd. 1, p. 521.

gezogene Curve repräsentirt wird. Wie man sieht, wird durch die halbstündige Beleuchtungszeit (10—10½ und 11½—12 Uhr) jedesmal eine Verlangsamung der (durch die Treppencurve dargestellten) Zuwachsbewegung erzielt. (Ueber die grosse Periode siehe Fig. 4, p. 12.)

Dass auch die Wurzeln in dauernder Finsterniss schneller wachsen als bei Beleuchtung (Tageswechsel), lehren u. a. die Versuche v. Wolkoff's[1]), der für je 12 Keimwurzeln von Pisum sativum folgende Zuwachse fand:

	Im Finstern	Im diffusen Licht
am 1. Tag	195 mm	161 mm
» 2. »	239 »	153 »
» 3. »	250 »	210 »
» 4. »	126 »	113 »
» 5. »	113 »	78 »
in 5 Tagen	923 mm	715 mm

Den Einfluss der verminderten Beleuchtung veranschaulichen die Experimente Morgen's[2]), in denen die Keimpflanzen von Lepidium sativum zwischen dem 7. Februar und 8. März in verschiedener Distanz vom Fenster erzogen wurden. Wie man sieht, nimmt die Länge des hypocotylen Gliedes mit der Abnahme der Helligkeit zu, obgleich die Nahrungsproduction und das Trockengewicht abnehmen (Col. II). Offenbar ist durch das geförderte Wachsthum des Hypocotyls in Verbindung mit dem Nahrungsmangel die Verringerung des Wurzelwachsthums bei Abnahme der Beleuchtung verursacht.

Standort der Pflanzen	Trockengewicht von 100 Pflanzen	Durchschnittliche Länge	
		des hypocotylen Gliedes	der Wurzel
	gr	cm	cm
Am Fenster . . .	0,228	1,36	6,70
1 m vom Fenster .	0,150	3,05	5,40
2 m vom Fenster .	0,120	3,20	3,20
3 m vom Fenster .	0,108	3,15	3,95
Halbdunkel. . . .	0,096	3,60	3,40

Durch den täglichen Beleuchtungswechsel wird eine tägliche Periodicität der Zuwachsthätigkeit (II, § 58; Schlafbewegungen II, Kap. XII), sowie aller derjenigen Vorgänge verursacht, die vom Lichte abhängen oder durch dieses beeinflusst werden. So bringt es die kurze Entwickelungsperiode von Pilobolus microsporus mit sich, dass die durch das Tageslicht inducirte Sporangienbildung

1) v. Wolkoff, mitgetheilt in Sachs, Lehrbuch, IV. Aufl., p. 808.
2) Morgen, Bot. Ztg. 1877, p. 588, Tab. IIIa, Vers. III.

während der Nacht zur Ausbildung kommt[1]), und aus analogen Gründen fällt bei Coprinus stercorarius die Fortbildung des Hutes und die Streckung des Hutstieles normalerweise in die Abend- und Nachtstunden[2]). Diese Vorgänge spielen sich aber, ebenso wie die ganze Entwickelungsperiode, auch bei continuirlicher Beleuchtung ab (Gräntz l. c.). Diese hindert auch nicht die Zelltheilung von Spirogyra[3]), die, wie bei manchen anderen Algen, gewöhnlich in den Nachtstunden eintritt. Ob diese Periodicität in autotrophen Pflanzen durch eine directe Reizwirkung des Lichtes, resp. der Lichtentziehung, oder correlativ, d. h. dadurch bewirkt wird, dass während der Inanspruchnahme durch die photosynthetische Assimilationsthätigkeit die formative Thätigkeit im Protoplasten etwas retardirt wird, ist noch nicht entschieden. Jedenfalls ist aber in diesen und anderen Fällen das Licht kein Hinderniss für die Ausführung der Zelltheilung. Auch besteht keine allgemeine Tendenz, das Wachsthum wesentlich auf die Nachtstunden zu verlegen oder die embryonalen Zellen dem Lichte zu entziehen[4]). Denn thatsächlich ist in der Natur die Zuwachsbewegung in den Tagesstunden oft ansehnlicher als in der Nacht (II, § 58), und die Umhüllung der Vegetationspuncte durch die Knospenblätter, des Cambiums durch die Rinde u. s. w. ist offenbar in erster Linie als ein Schutzmittel gegen das Austrocknen und gegen mechanische Verletzungen anzusehen. Uebrigens wird die Athmungsthätigkeit und voraussichtlich der ganze Betriebsstoffwechsel durch die gewöhnlichen Beleuchtungsverhältnisse zumeist nicht erheblich beeinflusst[5]).

Thatsächlich können Pflanzen bei continuirlicher Beleuchtung fortkommen, wie die sommerliche Vegetation jenseits des Polarkreises, sowie die Versuche in künstlicher constanter Beleuchtung beweisen[6]). Ob aber alle Pflanzen in einer richtig regulirten, constanten Beleuchtung normal gedeihen, muss die Zukunft entscheiden. Jedenfalls wird aus verschiedenen Gründen dieselbe tägliche Lichtmenge nicht dieselbe physiologische Wirkung haben, wenn sie der Pflanze in 24 Stunden (in continuirlicher Beleuchtung) oder (bei unterbrochener Beleuchtung) in 12 Stunden oder in noch kürzerer Zeit dargeboten wird. Abgesehen von anderen Verwickelungen kann man sich z. B. vorstellen, dass bei der Vertheilung einer bestimmten Lichtmenge auf 24 Stunden nie die zum Anregen des Wachsthums nöthige Schwelle erreicht wird, oder dass bei stärkerer Beleuchtung eine Dunkelperiode nothwendig ist, um die Anlage eines Organes zu ermöglichen, das vielleicht befähigt ist, sich im Lichte fortzubilden. (Ueber Reizschwelle, intermittirende Beleuchtung u. s. w. vgl. II, Kap. XIII.)

---

1) Klein, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 357; Fr. Gräntz, Einfluss d. Lichtes a. d. Entwickelung einiger Pilze 1898, p. 6.

2) Brefeld, Unters. ü. Schimmelpilze 1877, Heft 3, p. 32; Gräntz, l. c. p. 23.

3) Versuche in künstlicher Beleuchtung wurden angestellt von Famnitzin, Jahrb. f. wiss. Bot. 1867—68, Bd. 6, p. 40. Strasburger (Zellbildung u. Zelltheilung 1880, III. Aufl., p. 171) konnte die Zelltheilungen auf den Tag verlegen, indem er Spirogyra Nachts unter + 5° C. abkühlte. Ueber continuirliche Beleuchtung anderer Algen siehe z. B. Klebs, Bedingungen d. Fortpflanzung 1896, p. 27.

4) Vgl. Sachs, Bot. Ztg. 1863, Beilage p. 1; Experimentalphysiol. 1865, p. 30.

5) Vgl. Bd. I, p. 573; Kolkwitz, Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 33, p. 128.

6) G. Bonnier, Rev. général. d. Botan. 1895, Bd. 7, p. 242, 412 (Blüthenpflanzen). — Ueber Algen u. Pilze siehe die oben citirte Literatur.

§ 26. Die Ursachen des Lichteinflusses.

Die in § 24 und 25 mitgetheilten Erfahrungen lehren, dass das Licht, wie auch schon in § 23 hervorgehoben wurde, in verschiedenartiger Weise auf die Pflanze einwirkt. Demgemäss wird immer in erster Linie zu entscheiden sein, ob es sich um die photosynthetische (nahrungsbereitende) oder um irgend eine auslösende Lichtwirkung handelt, die dann des näheren zu präcisiren ist (vgl. II, p. 85). Von den verschiedenen ausgelösten Reactionen scheint die Wachsthumsbeschleunigung bei Abnahme der Beleuchtung bei allen oder doch bei der Mehrzahl der Pflanzen einzutreten, während die phototonische Wirkung (Stimmungsreiz) ebenso wenig allgemein vorhanden und nothwendig ist, wie die durch die einseitige Beleuchtung erzielten Reizungen. Naturgemäss können aber an demselben Organe diese und andere Lichtwirkungen gleichzeitig oder nach einander eintreten und in Verbindung mit den correlativen Beeinflussungen, dem Stimmungswechsel etc. zu verwickelten Combinationen und sehr verschiedenen Resultaten führen.

Bei den chlorophyllfreien Organismen (Pilzen etc.) kommt die photosynthetische Lichtwirkung überhaupt nicht in Betracht. Von dieser sind aber auch bei den autotrophen Pflanzen alle diejenigen Reactionen unabhängig, welche in der genügend mit Nahrung versehenen Pflanze eintreten. Das gilt im allgemeinen für die auffälligen formativen Erfolge, somit auch für die üblichen Etiolementserscheinungen. In der That bleiben im Dunkeln die auf den phototonischen Lichtreiz angewiesenen Blätter auch dann klein, wenn sie reichlich mit Nahrung versorgt sind[1], während sich in den Internodien die Ueberverlängerung trotz spärlicher Nahrung einstellt (II, p. 111). Demgemäss nehmen die beleuchteten Blätter und Stengel in kohlensäurefreier Luft[2], soweit es der Nahrungsvorrath erlaubt, die normale Gestalt an, obgleich die photosynthetische Production sistirt ist. Dieses Resultat erhält man ebensowohl mit einzelnen Sprossen, die nach der Einführung in kohlensäurefreie Luft von den die Kohlensäure assimilirenden Theilen aus ernährt werden[3], als auch mit Keimpflanzen, die nach Aufzehrung der Reservestoffe den Hungertod sterben[4]. Wie immer, so wird auch in diesen Fällen durch die vorhandene oder erweckte Wachsthumsthätigkeit die Verwendung und die Zufuhr der Nahrung regulatorisch gelenkt, während die beste Nahrung nichts nützt, wenn in einem Organe kein Wachsthumsbestreben vorhanden ist, wenn also aus irgend einem Grunde ein

---

1) Sachs, Bot. Ztg., Beilage p. 28; G. Kraus, Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. 7, p. 212; Batalin, Bot. Ztg. 1871, p. 672.

2) Hierzu kann der Bd. I, p. 300 abgebildete Apparat dienen. Indem man diesen Apparat mit der in Fig. 20, Bd. II, p. 10 abgebildeten Zusammenstellung combinirt, kann man auch einzelne Sprosse in kohlensäurefreie Luft führen. Vgl. übrigens Vöchting, Jost l. c.

3) H. de Vries, Arbeit. d. Bot. Instituts in Würzburg 1878, Bd. 2, p. 120; Vöchting, Bot. Ztg. 1891, p. 113, Jahrb. f. wiss. Bot. 1893, Bd. 25, p. 178; Jost, Ber. d. bot. Ges. 1894, p. 191.

4) Godlewski, Bot. Ztg. 1879, p. 89. — Gleiches folgt auch aus dem Verhalten im blauen und rothen Licht, vgl. II, § 27.

Ruhe- oder Starrezustand besteht (I, p. 601, § 93; II, Kap. IX). Dieser wird eben durch den Lichtreiz in den auf Phototonus angewiesenen Blättern und ebenso in den Sporen der Moose und Farne (II, p. 105) aufgehoben, die desshalb bei Beleuchtung auch in kohlensäurefreier Luft keimen[1]). In der That lehrt das Keimen der Farnsporen im Dunkeln bei 32 C. (II, p. 105), dass für die erste Entwickelung eine geeignete und zureichende Menge von Reservestoffen vorhanden ist. Das ist offenbar auch in den Sporen der Laubmoose der Fall, auf die der als Nahrung verwendbare Zucker zunächst als ein Reiz wirkt, der im Dunkeln das Wachsthum auslöst (II, p. 105; II, § 30).

Da aber durch die inneren Wechselbeziehungen die Wachsthumsthätigkeit in der mannigfachsten Weise regulirt wird (II, § 45), so ist von vornherein zu erwarten, dass die correlativen Beeinflussungen auch bei dem Etiolement eine Rolle mitspielen. Hierauf wurde auch bereits allgemein (II, p. 101) hingewiesen. In der That muss z. B. bei Phaseolus und Mimosa die Wachsthumsthätigkeit der beleuchteten Sprosse in den im Dunkeln befindlichen Blattanlagen eine Wachsthumshemmung verursachen, da in diesen Blattanlagen die Wachsthumsthätigkeit erweckt wird, wenn die am Licht befindlichen wachsenden Theile entfernt werden. Eine mechanische Hemmung des Wachsthums wird voraussichtlich ebenso wirken (II, § 45).

In richtiger Erwägung der Sachlage kann es nicht zweifelhaft sein, dass es sich bei dem Etiolement in erster Linie um eine Reizwirkung des Lichtes, aber nicht um einen durch Nahrungsmangel verursachten Erfolg handelt. Diese irrige Interpretation finden wir, in Bezug auf die im Dunkeln klein bleibenden Blätter, bei Sachs[2]), sowie schon bei G. Kraus[3]), der annimmt, dass die Blätter im Dunkeln klein bleiben, weil sie nur auf Kosten der durch die eigene Thätigkeit erzeugten Producte der Kohlensäureassimilation wachsen können. Ebenso befinden sich diejenigen Autoren[4]) im Irrthum, die in dem Kleinbleiben der Blätter nur den Erfolg einer correlativen Wirkung sehen. Eine im allgemeinen richtige Auffassung des Etiolements treffen wir bei Godlewski[5]), und bereits in der ersten Auflage dieses Buches (Bd. II, § 32) ist der Gesammtheit der maassgebenden und mitwirkenden Factoren in gebührender Weise Rechnung getragen. Selbstverständlich kann auch durch Nahrungsmangel die Wachsthumsthätigkeit eingeengt und somit z. B. durch Entziehung der Kohlensäure, trotz der Beleuchtung, die Bildung von Blüthen bei Phanerogamen[6]) oder von Sexualorganen bei Vaucheria[7]) ganz oder theilweise unterdrückt werden. Auch ist es nicht auffallend, dass (wie in so vielen Fällen) ein Blatt nach einiger Zeit zu Grunde geht, wenn es im ausgewachsenen Zustand

---

1) F. de Forest Heald, Gametophytic Regeneration. Leipz. Dissert. 1897, p. 47.

2) Sachs, Vorlesungen ü. Pflanzenphysiol. 1887, II. Aufl., p. 541. Vgl. dieses Buch Bd. II, p. 101.

3) G. Kraus, Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. 7, p. 212. — Die Annahme Batalin's (Bot. Ztg. 1871, p. 674), das Unterbleiben der Zelltheilung im Dunkeln sei die Ursache des Kleinbleibens der Blätter, bedarf keiner Discussion. Vgl. Bd. II, Kap. III.

4) C. Kraus, Flora 1878, p. 145; Mer, Bullet. d. l. soc. bot. d. France 1875, Bd. 22, p. 190; Rzentowsky, Botan. Jahresb. 1876, p. 745.

5) Godlewski, Bot. Ztg. 1879, p. 113.

6) Vöchting, Jahrb. f. wiss. Bot. 1893, Bd. 25, p. 178.

7) Klebs, Bedingungen d. Fortpflanzung 1896, p. 19, 103.

dauernd verdunkelt wird, oder wenn ihm durch Abschneiden der Kohlensäurezufuhr unmöglich gemacht wird, am Licht seine normale Thätigkeit auszuüben[1]).

Die mitgetheilten Thatsachen bringen auch Beispiele dafür, dass die Reactionsfähigkeit der Pflanze gegenüber dem Lichte durch die äusseren[2]) und inneren Bedingungen mehr oder weniger modificirt wird. Hier sei nur noch erwähnt, dass auch die Wasserversorgung und die Temperaturverhältnisse einen gewissen und theilweise einen erheblichen Einfluss auf die Etiolementserscheinungen ausüben. Uebrigens können gewisse Algen, die normalerweise auf die photosynthetische Lichtwirkung angewiesen sind, bei Darbietung einer geeigneten Nahrung im Dunkeln gedeihen (I, § 64).

Während bei gleicher Beleuchtung die Länge der Internodien von Taraxacum bei reichlicher oder spärlicher Wasserversorgung nur mässig differirt, fällt dieselbe u. a. bei Sempervivum, Taraxacum officinale u. s. w. in feuchter Luft erheblich grösser aus[3]). Uebrigens ist noch zu entscheiden, ob dieses geförderte Wachsthum allein von dem Turgescenzzustand, oder auch von einer Reizwirkung abhängt, die durch die Transpiration und die hiermit verknüpfte Inanspruchnahme erzielt wird (II, § 34). Jedenfalls ist aber Palladin[4]) im Unrecht, wenn er das Licht wesentlich nur durch die Transpiration wirken lässt, die doch nur einen mitwirkenden Factor ausmacht, bei dessen Constanz die formativen Lichtwirkungen fortdauern.

Wie schon bemerkt (II, p. 93) pflegt durch niedrige Temperatur die Streckung der Internodien vermindert zu werden. Da zudem in dem alpinen Klima die Temperatur jeden Abend (ebenso an trüben Tagen) erheblich und oft bis zum Gefrierpunct sinkt, das Wachsthum also nur oder doch wesentlich am Tage, also bei starker Beleuchtung stattfindet, so ist es verständlich, dass die Pflanze unter diesen Umständen einen gedrungeneren Habitus annimmt, dessen Ausbildung auch durch die lebhafte Transpiration während der Wachsthumszeit begünstigt wird. In den nördlichen Gegenden aber wird ein ähnlicher Effect durch die lange Dauer des Tages erzielt. Thatsächlich nehmen die alpinen Pflanzen in der Ebene einen ähnlichen Habitus an wie in den Alpen, wenn sie während der Nacht stark abgekühlt oder in continuirlicher Beleuchtung cultivirt werden[5]). Es genügt schon, die Pflanze jeden Abend in den Eisschrank und des Morgens wieder in gute Beleuchtung zu bringen, um z. B. Edelweiss in ähnlicher Wuchsform wie an den alpinen Standorten zu erhalten.

---

1) Vöchting, Bot. Ztg. 1891, p. 140; Jost, Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, Bd. 27, p. 450, 478; Mac Dougal, Bot. Ztg. 1897, p. 162; Teodoresco, Rev. général. d. Botan. 1899, Bd. 11, p. 463. Ueber Inactivirung der Chlorophyllkörner vgl. Bd. I, § 58.

2) Einige weitere Beispiele bei Klebs, Bedingungen d. Fortpflanzung 1896, p. 103, 131 u. s. w.

3) Wiesner, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1893, Bd. 102, I, p. 327; Bericht d. bot. Gesellsch. 1891, p. 46; Godlewski, Anzeig. d. Akad. d. Wiss. zu Krakau 1890, p. 170; W. Brenner, Flora 1900, p. 387.

4) Palladin, Rev. général. d. Bot. 1893, Bd. 2, p. 170.

5) Bonnier, Rev. général. 1890, Bd. 2, p. 513; 1895, Bd. 7, p. 412; Annal. d. scienc. naturell. 1894, VII. sér., Bd. 20, p. 217; Compt. rend. 1898, Bd. 122, p. 307; Pfeffer, Physiol. I. Aufl. Bd. 2, p. 106; Kerner, Pflanzenleben 1891, Bd. 2, p. 494; Schimper, Pflanzengeographie 1898, p. 739, 753; Curtel, Rev. général. 1890, Bd. 2, p. 16; Stenström, Flora 1895, p. 145 (p. 155 ist auch das Ausmaass der Sonnenstrahlung behandelt). Ueber die anatomischen Verhältnisse der alpinen Pflanzen vgl. Bonnier l. c. und die bei Haberlandt, Physiol. Anatom. 1896, II. Aufl., p. 260, cit. Literatur.

So wenig wie in anderen Reizvorgängen vermögen wir auch die nächsten (auslösenden) Lichtwirkungen und die Reactionsketten zu präcisiren, die zu einer allgemeinen oder localisirten Beschleunigung oder Retardirung des Wachsthums führen. Soviel ist indess gewiss, dass im Dunkeln der Turgor nicht höher ist, als am Licht, dass also die Ueberverlängerung der etiolirenden Organe nicht durch eine Turgorsteigerung verursacht wird[1]). In den etiolirenden Organen sind ferner die Zellwände nicht bis zur Elasticitätsgrenze in Anspruch genommen, wie die Sistirung des Wachsthums bei Entziehung des Sauerstoffs beweist (II, § 8). Dasselbe lehren auch die dunkelstarren etiolirten Blätter, in denen durch einen Lichtreiz die Wachsthumsthätigkeit erweckt wird, ohne dass der Turgor gesteigert oder die elastischen Eigenschaften der Zellwand modificirt werden[2]). Uebrigens wurde früher (II, Kap. II) allgemein dargethan, dass zur Sistirung und Regulirung des Flächenwachsthums weder eine Verdickung, noch eine Verholzung oder eine sonstige Metamorphose der Zellwand nothwendig ist, dass diese und andere Veränderungen vielmehr in erster Linie dazu dienen, die Wandungen der ausgewachsenen Zellen ihren Zielen und Aufgaben gemäss auszugestalten. Jedenfalls werden diese Veränderungen immer durch die vitale Thätigkeit vollbracht, und bei einer Lichtwirkung handelt es sich stets nur um die Folgen einer Reizwirkung, also nicht um eine directe mechanische Beeinflussung der Zellwand durch die Beleuchtung.

So lange die Wachsthumsmechanik unzureichend aufgehellt ist, darf man nicht hoffen, eine tiefere Einsicht in die Mechanik der photomorphotischen Vorgänge zu gewinnen. Ebenso ist es zur Zeit unmöglich, die nächsten Reizwirkungen des Lichtes zu präcisiren oder auch nur festzustellen, ob es sich dabei etwa um eine Constellationsverschiebung, um eine chemische Action oder um irgend einen anderen Vorgang im Protoplasten handelt[3]). Es ist in der That eine Selbsttäuschung, wenn man glaubt, es sei irgend eine Erklärung oder Einsicht mit der Annahme gewonnen, das Licht vermindere die Beweglichkeit der Micellen des Protoplasmas und verursache dadurch die Verlangsamung des Wachsthums[4]).

---

1) Eine solche wurde als Ursache des Etiolements angesehen von de Vries, Bot. Ztg. 1879, p. 852. Dass aber in Wirklichkeit eine Turgorsteigerung nicht eintritt, wurde von Weng (Pfeffer, Pflanzenphysiol. 1881, I. Aufl., Bd. II, p. 145) erkannt und bestätigt von de Vries, Jahrb. f. wiss. Bot. 1884, Bd. 14, p. 561; Wortmann, Bot. Ztg. 1889, p. 296; Stange, Bot. Ztg. 1892, p. 412. Vgl. auch E. B. Copeland, Einfluss von Licht und Temperatur auf den Turgor. Haller Dissert. 1896, p. 53. Ueber die Bedeutung des Turgors etc. für Wachsen vgl. Bd. II, Kap. II. — Die photonastischen Bewegungen in den Gelenken lehren übrigens, dass durch Beleuchtung in gewissen Fällen eine erhebliche Turgorsenkung veranlasst werden kann (II, Kap. XII). Welche Ursachen das Schlaffwerden des Hutes von Coprinus im Dunkeln und die Wiedergewinnung des Turgors im Licht bedingen, ist näher zu untersuchen. Vgl. Brefeld, Botan. Unters. ü. Schimmelpilze 1877, Heft 3, p. 114; Gräntz, Einfluss d. Lichtes a. d. Entwickelung einiger Pilze 1898, p. 34.

2) Godlewski (Anzeig. d. Akad. d. Wiss. zu Krakau 1890, p. 287) fand in den etiolirenden und nicht etiolirenden Organen dieselbe Turgordehnung der Zellhaut.

3) Auch aus dem Einfluss des Lichtes auf Plasmodien u. s. w. (II, Kap. XIV) ist kein bestimmter Schluss zu ziehen. Vgl. auch über heliotropische Reizung, II, Kap. XIII. — Dass der Betriebsstoffwechsel durch Licht zumeist nicht erheblich modificirt wird, ist schon II, p. 112 erwähnt. Die durch den Mangel und den Ueberfluss an Nahrung bedingten Erfolge bleiben hier unberücksichtigt.

4) Vines, Arbeit. d. Bot. Instit. zu Würzburg 1878, Bd. I, p. 144.

§ 27. Die Wirkung der Strahlen verschiedener Wellenlänge.

Während die Wirkung des gemischten Lichtes in der Kohlensäureassimilation vorwiegend den schwächer brechbaren Strahlen zufällt (I, § 60), ist die Beeinflussung der Wachsthums- und Bewegungsvorgänge (Phototonus, Photomorphosen, Phototropismus, Phototaxis, Plasmabewegungen etc.) in den meisten Fällen hauptsächlich durch die stärker brechbaren Strahlen (blau-ultraviolett) bedingt. In diesen, also z. B. hinter einer Lösung von Kupferoxydammoniak (vgl. I, p. 336), fallen (genügende Nahrung vorausgesetzt) Wachsthum und Gestaltung ähnlich aus, wie in dem etwas geschwächten gemischten Licht, während bei Ausschluss der blauen-ultravioletten Strahlen, in dem durch eine Lösung von Kaliumbichromat passirenden rothgelben Licht, die Pflanzen zwar ergrünen, in ihrer Gestaltung aber den im Dunkeln oder bei sehr geringem Lichtzutritt erwachsenen Pflanzen gleichen[1]. Dasselbe ist bei den meisten etiolirenden Pilzen der Fall, unter denen sich z. B. Pilobolus microsporus und Coprinus in Bezug auf die Anlage und Ausbildung des Sporangiums, bezw. des Hutes hinter Kaliumbichromat (im gelbrothen Licht) wie im Dunkeln, hinter Kupferoxydammoniak (im blauen Licht) wie am Tageslicht verhalten[2]. In diesem Falle handelt es sich um Bildungsprocesse, die auf Beleuchtung angewiesen sind, während natürlich diejenigen Processe, die durch Lichtentziehung begünstigt werden, im blauen Licht gehemmt, im gelbrothen Licht gefördert werden. Darauf beruht es u. a., dass nach J. Klein[3] die Sporenbildung von Botrytis cinerea, nach Klebs[4] die Zoosporenbildung von Vaucheria durch Verdunkelung und ebenso durch Ausschluss der blauen Strahlen (im gelbrothen Licht) veranlasst werden. Auch beruht auf dem Gehalt an blauen-ultravioletten Strahlen die hemmende und tödtliche Wirkung, die das gemischte Licht auf Bacterien und, bei genügender Lichtconcentration, auf alle Pflanzen ausübt (II, § 69).

---

1) Sachs, Bot. Ztg. 1864, p. 371; G. Kraus, ebd. 1876, p. 505; Vines, Arbeit. d. Bot. Inst. in Würzburg 1878, Bd. I, p. 120, 139; Wiesner, Sitzgsb. d. Wien. Akad. 1893, Bd. 102, I, p. 322; M. E. Teodoresco, Annal. d. scienc. naturell. 1899, VIII. sér., Bd. 10, p. 140. Die übrige Lit. ist an diesen Stellen angegeben. Arbeiten, in denen die Trockensubstanz bestimmt wurde, sind in Bd. I, p. 338 citirt. Das im Text Gesagte bezieht sich auch auf die anatomischen Verhältnisse, die insbesondere von Teodoresco studirt wurden, z. Th. auch schon von Rauwenhoff, Annal. d. scienc. naturell. 1878, VI. sér., Bd. 5, p. 282. — Die ersten und der Hauptsache nach richtigen Beobachtungen sind die von Senebier, Phys.-chem. Abhdlg. 1785, Bd. 2, p. 29; Physiol. végétal. 1800, Bd. 4, p. 273. — Ueber die Methodik vgl. Bd. I, p. 336.

2) Brefeld, Bot. Unters. über Schimmelpilze 1877, Heft 3, p. 96; 1889, VIII, p. 290; F. Gräntz, Ueber d. Einwirkung d. Lichts auf Pilze 1898, p. 18, 29; Lendner, Annal. d. scienc. naturell. 1897, VIII. sér., Bd. 3, p. 63. — Elfving, Einwirkung d. Lichtes auf Pilze 1890, p. 43. Vgl. Bd. II, § 24. — Ueber die wachsthumshemmende Wirkung der blauen Spectralhälfte siehe Vines, Arbeit. d. Bot. Inst. in Würzburg 1878, Bd. 2, p. 139.

3) J. Klein, Bot. Ztg. 1885, p. 6.

4) Klebs, Bedingungen d. Fortpflanzung 1896, p. 25, 35.

Von dieser Regel giebt es indess Ausnahmen. So fallen nach G. Kraus[1]) die Perithecienträger von Claviceps microcephala im gelbrothen und blauen Licht gleich lang, aber kürzer als im Dunkeln aus. Ferner keimen die Sporen der Farne[2]) und der Moose[3]) in den schwächer brechbaren, aber nicht in den stärker brechbaren Strahlen. Dass aber die gelbrothen Strahlen nicht durch Nahrungsproduction, sondern als ein anregender Reiz wirken, folgt daraus, dass die Keimung auch bei Ausschluss von Kohlensäure stattfindet und dass die Sporen für die erste Entwickelung eine zureichende Menge von Nährstoffen enthalten (II, § 24).

Im allgemeinen scheint übrigens die formative Wirkung der rothen und überhaupt der minder brechbaren Strahlen etwas ansehnlicher zu sein, als die heliotropische Wirkung (II, Kap. XIII). Denn diese wird in dem gelbrothen Licht öfters vermisst, während, wenigstens an den grünen Pflanzen, ein gewisser formativer Effect immer vorhanden zu sein scheint, wenn man die im Dunkeln und im gelbrothen Licht cultivirten Pflanzen vergleicht. Jedoch verhalten sich Pilobolus und Coprinus in den minder brechbaren Strahlen wie in völliger Finsterniss (II, § 24).

Mit der heliotropischen Wirkungslosigkeit oder geringen Wirkung der grünen oder gelben Strahlen stimmt die Erfahrung, dass nach Teodoresco (l. c. p. 208, 240 etc.) Wachsthum und Gestaltung im monochromatischen grünen Licht ähnlich wie im Dunkeln auszufallen pflegen. Allerdings soll durch die grünen Strahlen nach Bert[4]) und nach G. Kraus[5]) der Eintritt der Dunkelstarre und das Absterben von Mimosa pudica beschleunigt und nach Kraus ferner bewirkt werden, dass die Perithecienträger von Claviceps microcephala viel kürzer bleiben als im gelbrothen, im blauen Licht und im Dunkeln. Zwar ist es aus verschiedenen Gründen sehr wohl möglich, dass bei isolirter Wirkung der grünen Strahlen eine Schädigung eintritt. Indess bedürfen obige Angaben einer näheren kritischen Prüfung, in der auch festzustellen sein wird, ob die Schädigung sich erst mit der Zeit einstellt und ob eine Uebertragung in grünes Licht zunächst ebenso wirkt wie eine Verdunkelung. Ueberhaupt müssen fernerhin, besser als es bisher geschah, die primäre Wirkung der verschiedenartigen Lichtstrahlen und die Folgen des verlängerten Aufenthaltes im farbigen Licht auseinandergehalten werden. Möglich, dass sich dann bei dem Vergleich der primären Wirkung auf die Zuwachsbewegung und des heliotropischen Effects eine grössere Uebereinstimmung der diesbezüglichen Curven ergiebt, die indess keineswegs

---

1) G. Kraus, Bot. Ztg. 1876, p. 505. Nach Sorokin (Bot. Jahresb. 1874, p. 216) sollen sich einige Pilze im blauen Licht schlechter als im Dunkeln entwickelt haben. Ueber Verschiedenheiten der Curven für Kohlensäureassimilation siehe Bd. I, § 60, der heliotropischen Wirkung Bd. II, Kap. XIII.

2) Borodin, Bullet. d. l'Academ. d. St. Pétersbourg 1868, Bd. 13, p. 436.

3) F. de Forest Heald, Gametophyt. Regeneration 1897, p. 47, 61.

4) P. Bert, Mém. d. l'Acad. d. sc. phys. et naturell. d. Bordeaux 1870, Bd. 7, p. 28, Compt. rend. 1878, Bd. 87, p. 695. Vgl. auch die Bd. I, p. 338 und bei Teodoresco citirte Literatur.

5) G. Kraus, Bot. Ztg. 1876, p. 508. Kraus benutzte alkoholische Lösung von Kupferchlorid, während Bert und Teodoresco (l. c. p. 169) farbige Scheiben anwandten. — Hinter einer Chlorophylllösung entwickeln sich nach Gerland (Annal. d. Phys. u. Chem. 1878, Bd. 148, p. 108) die Pflanzen wie in einem gedämpften Tageslicht.

coincidiren müssen, da die heliotropische Reizung eine Unterschiedsempfindung, also eine besondere Sensibilität voraussetzt und demgemäss auch nicht in allen Organen zu finden ist.

Da, soweit bekannt, auch den ultravioletten Strahlen zumeist eine hohe formative Wirksamkeit zukommt, so muss diese durch die Beseitigung der ultravioletten Strahlen im Tageslicht etwas vermindert werden. Jedoch werden auch in dem von den ultravioletten Strahlen befreiten Tageslicht das Sporangium von Pilobolus, der Hut von Coprinus[1]) sowie die Sexualorgane von Vaucheria[2]) desshalb ausgebildet, weil schon durch die violetten-blauen Strahlen eine genügende Reizung ausgeübt wird. Dieserhalb macht sich auch bei Blüthenpflanzen der Mangel der ultravioletten Strahlen zunächst nicht bemerklich, hat aber auf die Gesammtentwickelung offenbar einen gewissen Einfluss, da nach einigen Beobachtungen bei gewissen Pflanzen durch den Mangel der ultravioletten Strahlen eine verminderte Production von Blüthen veranlasst wird.

Als Sachs[3]) Tropaeolum majus in Kästen hinter Cüvetten cultivirte, von denen die eine mit Wasser, die andere zur Wegnahme der ultravioletten Strahlen mit einer Lösung von Chininsulfat gefüllt war, erhielt er im letzteren Falle nur wenige, im ersteren Falle zahlreiche Blüthen. Mit dieser Pflanze erhielt ein ähnliches Resultat C. de Candolle[4]), der einen minder grossen Unterschied beobachtete, als er Lobelia Erinus hinter Chininsulfat oder hinter Aesculinlösung erzog. Man ist aber nicht berechtigt, aus diesen Resultaten, wie es Sachs thut, auf eine directe Begünstigung der Blüthenbildung durch die ultravioletten Strahlen zu schliessen[5]), weil einmal die Reaction nicht allgemein eintritt, und weil ferner nachweislich schon die Modification der vegetativen Thätigkeit die Reduction oder das Ausbleiben der Blüthenbildung zur Folge haben kann (II, p. 104). In der That sollen durch den Ausschluss der ultravioletten Strahlen das Gedeihen und nach de Candolle (l. c.) auch die Production von Trockensubstanz merklich beeinträchtigt werden. Es ist auch denkbar, dass ein ähnliches Resultat durch den partiellen oder gänzlichen Ausschluss der violetten-blauen Strahlen oder durch eine gleichmässige Verminderung aller stärker brechbaren Strahlen im Tageslicht erzielt wird.

Wie sich schon aus Obigem ergiebt, ist es oft schwierig, die directe und indirecte Bedeutung der verschiedenartigen Strahlen in den vom Licht abhängigen Functionen festzustellen. Bei derselben Pflanze scheint indess der Regel nach denjenigen Strahlen, welche die Zuwachsbewegung in der phototonischen Pflanze am stärksten beeinflussen (also den stärker brechbaren Strahlen), auch die ansehnlichste phototonische und formative Wirkung zuzukommen. Eine Aus-

---

1) F. Gräntz, l. c. p. 19, 29. Siehe auch Lendner, l. c. p. 61. Nach Elfving, (l. c. p. 40) soll bei Pilzen die Erntemasse bei Ausschluss der ultravioletten Strahlen zunehmen.

2) Klebs, Bedingungen d. Fortpflanzung 1896, p. 110. Vgl. auch M. E. Pennigton, Contribut. of the Botan. Laboratory of the Univers. of Pennsylvania 1897, Bd. I, p. 250.

3) Sachs, Arbeit. d. Bot. Instituts in Würzburg 1887, Bd. III, p. 372. Ueber Sachs, Ansicht über die blüthenbildende Substanz vgl. II, § 54.

4) C. de Candolle, Archiv d. scienc. phys. et naturell. d. Genève 1892, Bd. 28, p. 265.

5) Vgl. auch Klebs, Probleme d. Fortpflanzung 1895, p. 18; Vöchting, Jahrb. f. wiss. Bot. 1893, Bd. 25, p. 201.

nahme findet sich aber bei den Farnen und Moosen insofern, als in den Sporen das Wachsthum durch die schwächer brechbaren Strahlen des Sonnenspectrums angeregt wird (II, p. 118), während die wachsthumsthätige Pflanze augenscheinlich in üblicher Weise vorwiegend auf die stärker brechbaren Strahlen reagirt.

Da aber die relative Wirksamkeit der einzelnen Spectralbezirke nicht näher ermittelt ist, so lässt sich nicht entscheiden, ob thatsächlich die Curven für die retardirende, formative und phototonische Wirkung völlig übereinstimmen. Auch kann man nur im allgemeinen sagen, dass eine Aehnlichkeit zwischen den soeben genannten und den heliotropischen Wirkungen (II, Kap. XIII) insofern besteht, als die diesbezüglichen Curven von dem Hauptmaximum in den stärker brechbaren Strahlen gegen die Abscissenachse fallen und diese in dem grünen oder gelben Spectralbezirk beinahe oder ganz erreichen. Vielfach, aber nicht immer, erhebt sich dann die Curve zu einem zweiten, geringeren Maximum. In dieser Hinsicht scheinen aber bei derselben Pflanze Unterschiede in Bezug auf die Partialfunctionen bestehen zu können, denn bei Pilobolus crystallinus vermögen z. B. die gelbrothen Strahlen die heliotropische Krümmung, aber nicht die Bildung des Sporangiums zu veranlassen[1]).

Soweit die vorliegenden Untersuchungen ein Urtheil gestatten, scheinen für dieselbe Pflanze durch ähnliche Curven die Wirkungen der Spectralbezirke auf die heliotropischen und phototactischen Bewegungen (II, Kap. XIII, XIV), auf die Bewegungen im Protoplasma (incl. Bewegung der Chlorophyllkörper, II, Kap. XV), sowie auf die durch Wachsthum oder Variation (Turgorwechsel) ausgeführten photonastischen Bewegungen (II, Kap. XII) dargestellt zu werden. Dagegen haben gerade die minder brechbaren Strahlen die ansehnlichste photosynthetische Wirkung (I, § 60). In diesen Spectralbezirken scheint auch die Chlorophyllbildung, die übrigens durch alle sichtbaren Strahlen bewirkt wird, begünstigt zu werden (I, § 58). Vielleicht wird auch die Entsäuerung der Crassulaceen etc. (I, § 56) vorwiegend durch die rothgelben Strahlen bewirkt, denen indess nicht in allen Fällen die Hauptrolle bei der Beeinflussung von Stoffwechselprocessen durch das Licht zufällt. Denn in den Wachsthumsreactionen handelt es sich offenbar zum Theil um chemische Reactionen, die primär oder secundär durch die stärker brechbaren Lichtstrahlen veranlasst werden. Ob diesen auch die Hauptwirksamkeit zufällt, wenn die Eiweisssynthese durch Beleuchtung gefördert wird, lässt sich nach den an sich unzureichenden Beobachtungen um so weniger entscheiden, als die nur indirecten Beziehungen zum Licht nicht genügend berücksichtigt sind[2]). Uebrigens ist längst bekannt, dass durch die schwächer brechbaren Strahlen vielfach auch in todten Massen chemische Reactionen bewirkt werden, dass also in der für Chlorsilber giltigen Curve nur ein Specialfall vorliegt, der wiederum nur für bestimmte Bedingungen gilt, da diese Curve

---

1) Brefeld, Unters. über Schimmelpilze 1881, IV, p. 77; Gräntz, Einfluss d. Lichtes auf Pilze 1898, p. 19. Es ist indess näher zu untersuchen, ob es sich vielleicht nur um eine ungleiche Höhe der Reizschwelle handelt.

2) Vgl. Bd. I, p. 401, 460 und die bei Teodoresco (Annal. d. scienc. naturell. 1899, VIII. sér., Bd. 10, p. 259) cit. Literatur. Die Einwirkung des Lichts auf die Athmung ist nicht ansehnlich. Siehe Bd. I, § 104; Kolkwitz, Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 33, p. 128. — Den indirecten Einfluss der durch die Beleuchtung gesteigerten Transpiration (Bd. I, p. 230) haben wir nicht zu berücksichtigen.

durch die Gegenwart von Sensibilatoren weitgehend modificirt wird (vgl. I, p. 330).

Naturgemäss wird der Ausfall von Strahlen, durch die eine Function beeinflusst wird, sogleich oder nach einiger Zeit eine gewisse Störung zur Folge haben und, sofern zur Realisirung aller Functionen verschiedenartige Strahlen nothwendig sind, wird die Pflanze am besten bei einem bestimmten Mischungsverhältniss dieser Strahlen gedeihen (II, p. 78). Desshalb tritt bei den grünen Pflanzen unter dem alleinigen Einfluss der schwächer brechbaren Strahlen eine abnorme Gestaltung ein, obgleich sie auf photosynthetischem Wege reichlich Nahrung produciren, während diese Production bei Beleuchtung mit den schwächer brechbaren Strahlen zu gering ist, um ein normales Gedeihen zu ermöglichen (I, p. 337). Durch Störung der harmonischen Mischung kann auch z. B., wie schon erwähnt wurde, der Ausfall der ultravioletten Strahlen modificirend und benachtheiligend wirken. Ferner ist es wohl möglich, dass bei alleiniger Beleuchtung mit einer an sich nothwendigen oder nützlichen Strahlengruppe die Pflanze leidet. Denn so gut wie bei Unzulänglichkeit der übrigen Bedingungen, z. B. bei unzureichender Zufuhr von Nahrung, der Eintritt des Hungerzustandes durch die Erhöhung der Temperatur beschleunigt wird, kann auch die einseitige Förderung einer Function durch bestimmte Strahlen den Eintritt einer physiologischen Disharmonie und eines krankhaften Zustandes befördern. Auf derartigen Beziehungen beruht möglicherweise die allerdings noch problematische schädigende Wirkung des monochromatischen grünen Lichtes, das, wenn es auch nicht gerade direct auf die Wachsthumsthätigkeit influirt, doch (abgesehen von der Kohlensäurezersetzung (I, § 60)) sehr wohl irgend welche Processe in der Pflanze beeinflussen kann.

Da es stets von den specifischen Eigenschaften des Objectes abhängt, ob durch das Licht und ferner durch welche Strahlen ein photochemischer oder ein physiologischer Einfluss ausgeübt wird, so ist es nicht auffallend, dass sich zwei Pflanzen in Bezug auf dieselbe physiologische Leistung verschieden verhalten. So gut wie die photochemischen, werden auch die physiologischen Processe entweder nur durch einen eng begrenzten Spectralbezirk oder durch die verschieden brechbaren Strahlen in einem ungleichen Maasse angeregt. Die Reactionsfähigkeit darf aber natürlich nicht nach dem Umfang und der Qualität unserer subjectiven Lichtempfindung beurtheilt werden. Thatsächlich haben ja auch die unsichtbaren ultrarothen und ultravioletten Strahlen zum Theil sehr ansehnliche physiologische Wirkungen. Ob solche ausgeübt werden, diese Frage ist überhaupt in Bezug auf alle Arten von strahlender Energie zu stellen, die in der Natur geboten oder künstlich erzeugbar sind. Einstweilen wissen wir, dass electrische Strahlungen, also Strahlen von sehr grosser Wellenlänge, gewisse physiologische Wirkungen hervorrufen können (II, § 28; Kap. XIII). Ob dieses auch für die Röntgenstrahlen[1]) zutrifft, müssen kritische Untersuchungen entscheiden,

---

1) In Bezug auf Bacterien siehe J. Wittlin, Centralbl. f. Bacteriol. II. Abh. 1896, Bd. II, p. 676; Beck u. Schultz, Zeitschr. f. Hygiene 1897, Bd. 23, p. 490; H. Rieder, Beiheft z. botan. Centralbl. 1898/99, Bd. 8, p. 250. In Bezug auf anderweitige (incl. tropistische) Wirkungen vgl. Schober, Ber. bot. Ges. 1896, p. 108; Lopriore, Bot. Centralbl. 1898, Bd. 73, p. 451; Maldiney et Thouvenin, Rev. général. d. Bot. 1898, Bd. X,

da nicht zu ersehen ist, ob die positiven Resultate, die nur einzelne Autoren erhielten, durch die höhere Intensität der Strahlungen oder durch Nebenumstände verursacht wurden. Auch ist noch nicht ermittelt, ob die Becquerel-Strahlen[1]) und andere dunkle Strahlungen physiologisch wirksam sind (vgl. II, Kap. XIII).

Abschnitt IV.

Beeinflussung der Zuwachsbewegung durch Electricität und Magnetismus.

§ 28.

In der Pflanze kreisen dauernd schwache electrische Ströme, die einmal durch die wechselnde Spannungsdifferenz zwischen Erdboden und Atmosphäre und ferner durch die Production von electrischen Spannungen in der lebensthätigen Pflanze verursacht werden (II, Kap. XVI). Möglicherweise spielen diese continuirlich wirkenden Ströme eine gewisse Rolle in den Stoffwechselprocessen (vgl. II, Kap. XVI). Ausserdem werden wir noch tropistische Reizwirkungen durch den electrischen Strom kennen lernen. Eine anderweitige Beeinflussung der Wachsthumsthätigkeit durch den schwachen electrischen Strom ist aber bis dahin nicht sichergestellt. Wenigstens ergaben die mit Umsicht angestellten Versuche, in denen ein Strom durch das Substrat geleitet wurde, kein bestimmtes Resultat[2]). Die positiven und negativen Erfolge in minder kritischen Versuchen dürften somit durch Nebenumstände, oder durch die Wirkung der Electricität auf die Bodenbestandtheile herbeigeführt worden sein (vgl. I, p. 382). Auch bei der Leitung eines schwachen Stromes durch eine Keimpflanze fand Müller-Heltlingen[3]) keine Beeinflussung der Wachsthumsthätigkeit. Die Hemmung aber, welche Elfving[4]) beobachtete, dürfte schon die Folge einer Verstärkung des Stromes sein, durch die immer eine Benachtheiligung und endlich eine Tödtung der Pflanze bewirkt werden kann. Ein solcher Erfolg wird einmal durch die

---

p. 81; Atkinson, Beiheft z. botan. Centralbl. 1898/99, Bd. 8, p. 288; — F. Schaudinn, Pflüger's Archiv f. Physiol. 1899, Bd. 77, p. 29 (Protozoen).

1) Siehe z. B. E. de Haen, Annal. d. Phys. u. Chem. 1899, Bd. 68, p. 902; Curie, Compt. rend. 1899, Bd. 129, p. 823; Le Bon, ibid. 1899, Bd. 128, p. 174. F. Giesel, Ber. d. chem. Gesellsch. 1900, p. 3569. — Eine Uebersicht der im Jahre 1899 erschienenen Literatur im Beibl. zu Annal. d. Phys. u. Chem. 1899, Bd. 23, p. LIX.

2) Siehe Wollny, Forschung. a. d. Gebiete der Agriculturphysiol. 1888, Bd. 11, p. 88; 1893, Bd. 16, p. 243 u. die hier citirte Literatur. Einige weitere Arbeiten von Chodat, Leod etc. sind in Bot. Jahresb. 1893, p. 36; 1894, p. 232 referirt. Ahlfvengren, Bot. Centralbl. 1899, Bd. 79, p. 53 (H. Euler, Biolog. Centralbl. 1901, Bd. 21, p. 1). — Vgl. auch E. Solvay, Du rôle d. l'électricité d. l. phénom. d. l. vie 1894.

3) Pflüger's Archiv f. Physiolog. 1883, Bd. 31, p. 212.

4) Elfving, Bot. Ztg. 1882, p. 257.

Wirkung des Stromes innerhalb der Pflanze, dann aber auch dadurch erzielt, dass durch die electrolytische Zerlegung um die Electroden eine schädigende und tödtende Zusammensetzung der Culturflüssigkeit hergestellt wird[1]).

Electrische Entladungen und demgemäss Inductionsschläge wirken zunächst wie mechanische Stösse und Erschütterungen, lösen also, wie diese, bei mässiger Intensität gewisse Reizbewegungen aus (II, Kap. XII), und haben bei genügend gesteigerter Intensität schädliche und tödtliche Wirkungen[2]). Bei einer thunlichst hohen, aber noch nicht schädigenden Einwirkung wird vermuthlich, sowie durch andere Eingriffe, eine gewisse Beschleunigung des Wachsthums, der Athmung und anderer vitaler Thätigkeiten veranlasst werden.

Im magnetischen Felde scheint die Wachsthumsthätigkeit selbst bei Anwendung sehr starker Magnete nicht wesentlich beeinflusst zu werden. Zu diesem Resultate führten wenigstens die Versuche von Cisielski[3]) und Reinke[4]), während G. Tolomei[5]) in den offenbar wenig kritischen Experimenten eine gewisse Beschleunigung der Samenkeimung gefunden haben will. Ferner wurde im magnetischen Felde von Errera[6]) keine Beeinflussung der Zell- und Kerntheilung, von Reinke[7]) keine Beeinflussung der Protoplasmaströmung beobachtet.

Abschnitt V.

Einwirkung der Schwerkraft auf das Wachsthum.

§ 29.

Da alle Theile des Organismus der allgemeinen Massenanziehung unterworfen sind, so muss eine genügende Steigerung der Gravitation zur Folge haben, dass die Pflanze das eigene Gewicht nicht mehr tragen kann. Das ist bei Keimlingen von Lupinus luteus erreicht, wenn die Centrifugalkraft das 30fache der Erdschwere beträgt[8]), und bei einer Steigerung dieser auf das 1000fache

1) Cohn u. Mendelssohn, Cohn's Beiträge z. Biolog. 1879, III, p. 141. Andere Lit. über Bacterien Flügge, Mikroorganismen III. Aufl., 1896, Bd. I, p. 445; J. Möller, Centralbl. f. Bacteriol. II. Abth., 1897, Bd. 3, p. 110.

2) Versuche dieser Art wurden schon angestellt von A. v. Humboldt, siehe Ingenhousz, Ernährung d. Pflanzen 1798, p. 42. — Die ältere Lit. (auch in Bezug auf constante Ströme) findet sich bei Treviranus, Physiolog., Bd. 2, p. 709; de Candolle, Physiol. végétale Bd. 3, p. 1088; Nobbe, Samenkunde 1876, p. 252. — Ueber Deformationen des Protoplasmas siehe II, Kap. XV.

3) Cisielski, Cohn's Beitr. z. Biolog. 1872, Bd. I, 2, p. 6.

4) Reinke, Bot. Ztg. 1876, p. 133. — Auch f. animalische Objecte wurden von Hermann (Pflügers Archiv. f. Physiol. 1888, Bd. 43, p. 228) nur negative Resultate erhalten.

5) Tolomei, Bot. Jahresb. 1893, p. 37.

6) Errera, Bull. d. l. Soc. botan. d. Belgique 1890, Bd. 29, p. 17.

7) Reinke, Pflüger's Archiv f. Physiol. 1882, Bd. 28, p. 140.

8) Fr. Schwarz, Unters. a. d. Botan. Institut in Tübingen 1881, Bd. I, p. 80. — Ueber die Methodik siehe II, Kap. XIII.

dürfte auch der leistungsfähigste Stengel nicht mehr aufrecht wachsen können. Bei einer solchen Wirkung werden viele Pflanzen (abgesehen von den sehr kleinzelligen) auch desshalb auf die Dauer nicht leben können, weil abnorme Verlagerungen im Protoplasma eintreten (II, Kap. XV). Dieserhalb stirbt z. B. Chara schon ab, wenn sie kürzere Zeit einer Centrifugalwirkung = 2000 g ausgesetzt ist[1]). Bei einer genügend hohen Centrifugalwirkung muss schliesslich einer jeden Pflanze das Gedeihen unmöglich werden.

Die verhältnissmässig geringen Gravitationsunterschiede auf der Oberfläche unserer Planeten haben freilich keine nennenswerthe physiologische Bedeutung. In dem continuirlichen und constanten Wirken der Schwerkraft besteht aber ein wesentlicher Unterschied gegenüber Wärme, Licht und anderen Agentien, deren Ausmaass in den normalen Vegetationsbedingungen in erheblichen Grenzen variirt. Zudem können diese Agentien sowohl allseitig (diffus), als auch einseitig angreifen, während die Schwerkraft immer nur in der Lothrichtung wirksam ist. Mit dem Wachsthum wird allerdings das Gewicht und das statische Moment der Organe, also die davon abhängige mechanische Inanspruchnahme modificirt, durch welche wiederum, analog wie durch den auf andere Weise erzeugten Zug, Druck etc., Reizreactionen hervorgerufen werden (vgl. II, § 35—37).

Ausserdem ist die Schwerkraft öfters in zweckentsprechender Weise zu Orientirungsreizen nutzbar gemacht, deren Auslösung wohl in letzter Instanz auf der durch die Massenanziehung verursachten Verlagerung und Druckwirkung in Zellen und Geweben beruht (II, Kap. XIII). Zu diesen Reizerfolgen gehören die geotropischen Bewegungen, die wir in Kap. XIII besprechen werden. Ferner werden durch die Schwerkraft vielfach barymorphotische Reizwirkungen, also einseitige und polare Ausgestaltungen und Productionen hervorgerufen. Freilich wirkt in dieser Hinsicht die Schwerkraft nicht so mannigfach wie das Licht und nicht so allgemein, wie es Hofmeister[2]) vermuthete. Vielleicht hat aber (in phylogenetischer Hinsicht) die stetige und gleichsinnige Wiederholung des Schwerkraftreizes einen wesentlichen Antheil an der Ausbildung der jetzt inhärenten polaren Eigenschaften gehabt. Jedenfalls werden diese gewöhnlich durch die Schwerkraft bis zu einem gewissen Grade beeinflusst (II, Kap. VII).

In wie weit die polaren und dorsiventralen Gegensätze von inneren und äusseren Ursachen abhängen, ist aus II, Kap. VII zu ersehen. Hier sei nur darauf hingewiesen, dass die inhärente Tendenz, durch welche das Austreiben von Knospen vornehmlich an dem akroskopen, das Austreiben und die Bildung von Wurzeln hauptsächlich an dem basiskopen Ende angestrebt wird, durch äussere Eingriffe, auch durch Umkehrung, also durch die Schwerkraft mehr oder minder abgeschwächt, in einigen Fällen auch ganz überwunden wird. Durch eine solche Begünstigung wird z. B. verursacht, dass an den vertical abwärts wachsenden Rhizomen von Yucca, Cordyline etc. nach dem Umkehren die Endknospe auswächst, die sich (ceteris paribus) in der normalen Lage nicht entwickelt[3]). Ferner ist bei manchen Pflanzen

---

1) M. Mottier, Annals of Botan. 1899, Bd. 13, p. 346.

2) Hofmeister, Allgem. Morphol. 1868, p. 579.

3) Sachs, Arbeit. d. Bot. Inst. in Würzburg 1880, Bd. 2, p. 475; Vorlesung. üb. Pflanzenphysiol. 1887, II. Aufl., p. 536; Vöchting, Bot. Ztg. 1880, p. 601. — Ein ähnlicher Erfolg wird aber z. B. auch durch Abschneiden der Rhizome erzielt.

an horizontal gelegten Zweigen, also durch die Schwerkraft, eine Förderung der Knospenentwickelung auf der Oberseite (insbesondere am akroskopen Ende), eine Begünstigung der Bildung oder des Austreibens der Wurzeln auf der Unterseite (am basiskopen Ende) deutlich bemerkbar[1]). So entwickeln die horizontalen oder geneigten Sprosse von Opuntia ficus indica[2]), sowie die Wurzelknollen von Tladiantha dubia[3]) die Knospen wesentlich auf der aufwärts gewandten Seite. Eine geförderte Neubildung von Wurzeln auf der Unterseite ist z. B. an den horizontal gehaltenen Zweigen von Heterocentron diversifolium zu bemerken[4]). An den Brutknospen der Marchantiaceen wird durch die Schwerkraft das Auswachsen der Rhizoidanlagen auf der Unterseite[5]), an dem Prothallium der Makrospore von Marsilia[6]) die Bildung von Rhizoiden auf der erdwärts gewandten Seite gefördert.

In II, Kap. VII ist auch mitgetheilt, dass in einigen Fällen durch die Schwerkraft die Anisophyllie von Laubsprossen, Blüthen etc. verursacht oder verstärkt wird. In gleichem Sinne wird ferner in schiefstehenden (plagiotropen) Organen eine ungleichseitige (anisotrophe) Verdickung durch äussere Einflüsse, zuweilen auch durch die Schwerkraft veranlasst[7]). Wenigstens beobachtete Nördlinger[8]), dass an Stelle des concentrischen (isotrophen) Dickenwachsthums ein excentrisches (anisotrophes) Dickenwachsthum trat, als die bis dahin verticalen Stämme gezwungen wurden, in einer stark geneigten Lage weiter zu wachsen. Dabei bildete sich, ebenso wie an den Seitenästen, bei den Nadelhölzern Hypotrophie, bei der Eiche Epitrophie aus, die z. B. auch an den Seitenästen von Fagus, Tilia gefunden wird. Uebrigens erhält man auch in dem Grasknoten ein einseitig gefördertes Dickenwachsthum, wenn durch mechanische Hemmung die geotropische Krümmung und damit das angestrebte Längenwachsthum in der geotropisch convex werdenden Hälfte unmöglich gemacht wird[9]).

Nach den mitgetheilten und nach einigen weiteren Erfahrungen scheint durch die Umkehrung vertical stehender Organe, also durch die Ueberführung

---

1) Vöchting, Organbildung im Pflanzenreich 1878, I, p. 164; 1884, II, p. 40, 95; Sachs, Arbeit. d. Bot. Inst. in Würzburg 1880, Bd. 2, p. 474. — Einige Beobachtungen schon bei Duhamel, Physique d. arbres 1758, Bd. 2, p. 122.

2) Sachs, l. c. 1882, p. 760.

3) Sachs, l. c. p. 704.

4) Vöchting, Organbildung 1878, I, p. 189.

5) Pfeffer, Arbeit. a. d. Botan. Inst. in Würzburg 1871, Bd. I, p. 77; Unters. a. d. Bot. Inst. zu Tübingen 1885, Bd. I, p. 529 (Marchantia). — Leitgeb, Bot. Ztg. 1872, p. 766; Kny, Entwickelung d. Parkeriaceen 1875, p. 12 (Sep. a. Nov. Act. d. Leopold. Bd. 37) (Lunularia).

6) Leitgeb, Z. Embryologie d. Farne 1878, p. 7 (Sep. a. Sitzgsb. d. Wien. Akad. Bd. 77, Abth. I).

7) Lit. Wiesner, Ber. d. bot. Gesellsch. 1896, p. 181; 1895, p. 481; Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1892, Bd. 101, I, p. 677; Bot. Ztg. 1882, p. 697; Büsgen, Waldbäume 1897, p. 99; Haberlandt, Physiol. Anat. II. Aufl., p. 513, Detlefsen, Arbeit. d. Bot. Inst. in Würzburg 1882, Bd. 2, p. 686; Kny, Bot. Ztg. 1877, p. 417; Hofmeister, Allgem. Morphol. 1868, p. 604; Mohl, Bot. Ztg. 1862, p. 274; C. Schimper, Ber. d. Naturforscherversammlung in Göttingen 1854, p. 87; de Candolle, Pflanzenphysiol. 1833, Bd. I, p. 71. — Bezüglich der Nomenclatur vgl. II, p. 83.

8) Nördlinger, Der Holzring als Grundlage d. Baumkörpers 1871, p. 24; Wiesner, Ber. d. bot. Gesellsch. 1896, p. 180. Diese Experimente sind übrigens nicht streng beweisend, da andere Factoren, so die durch die Belastung erzielte Zug- und Druckspannung auf Ober- und Unterseite, nicht genügend berücksichtigt sind.

9) Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1893, p. 396 u. die hier citirte Literatur.

in die inverse Stellung, die Zuwachsbewegung vielfach etwas gehemmt, bei der Rückführung in die normale Lage aber etwas beschleunigt zu werden.

Damit steht im Einklang, dass nach Vöchting[1]) an einem Trauerbaume die hängenden Aeste langsamer wachsen, als die aufrechten Aeste. Ebenso erfahren nach Raciborski[2]) die Sprossspitzen gewisser tropischer Schlingpflanzen, wenn sie keine Stütze fassen und herabhängen, eine Wachsthumshemmung, auf die in einzelnen Fällen sogar ein Absterben der Spitze des herabhängenden Sprosses folgt. Eine Wachsthumsverzögerung beobachteten ausserdem J. Richter[3]) an der umgekehrten Hauptachse von Chara und Elfving[4]) an dem umgekehrten Sporangiumträger von Phycomyces nitens. In diesem Versuche wurde der Zuwachs des Sporangiumträgers in kürzeren Intervallen (mikrometrisch), abwechselnd in vertical aufwärts und vertical abwärts gerichteter Stellung, gemessen und in der zuletzt genannten Lage jedesmal eine merkliche Reduction der Wachsthumsschnelligkeit beobachtet. Auch für Sterigmatocystis alba wird von J. Ray[5]) eine gewisse wachsthumshemmende Wirkung der Schwerkraft angegeben.

Bei Bewahrung der Normalstellung scheint dagegen die Wachsthumsthätigkeit von Stengel und Wurzel durch eine mässige Steigerung der Schwerkraftwirkung nicht merklich beeinflusst zu werden. Wenigstens beobachteten Elfving (l. c.) sowie Fr. Schwarz[6]) dieselben Zuwachsgrössen an Keimpflanzen, die sich unter normalen Bedingungen befanden, und an solchen, die einer Centrifugalwirkung = dem 30fachen und 50fachen der Gravitation ausgesetzt waren. Bei Verwendung einer höheren Centrifugalkraft wird sich voraussichtlich, schon mit Rücksicht auf die Reizwirkung von Zug und Druck ein Unterschied ergeben. Uebrigens wurde von M. Mottier[7]) in der Maiswurzel, die einer Centrifugalwirkung = 1800 g ausgesetzt gewesen war, nach 24 Stunden die normale Wachsthumsschnelligkeit beobachtet.

Ferner ergab sich in den Versuchen von Elfving (l. c.) und von Fr. Schwarz (l. c.) keine Veränderung der Wachsthumsschnelligkeit, als Keimpflanzen sowie Sporangienträger von Phycomyces in horizontaler Lage am Klinostaten (II. Kap. XIII) gedreht wurden, und somit die Schwerkraft senkrecht gegen die Hauptachse der Pflanze gerichtet, die geotropische Krümmung aber vermieden war. Unter diesen Bedingungen wird in dem normalerweise ausgewachsenen Grasknoten[8]) die Wachsthumsthätigkeit erweckt, die also vermuthlich durch die

1) Vöchting, Bot. Ztg. 1880, p. 599; Organbildung 1884, p. 78; Sorauer, Forschung. a. d. Gebiete d. Agriculturphysik 1885, Bd. 8, p. 235. — Nach Vöchting (Bewegung d. Blüthen 1882, p. 122) bleiben die in inverser Stellung gehaltenen Blüthenstiele einiger Pflanzen kürzer, werden aber dicker.

2) Raciborski, Flora 1900, p. 35. — In allen diesen Fällen sind die correlativen Einflüsse zu beachten.

3) J. Richter, Flora 1894, p. 402.

4) Elfving, Beitrag z. Kenntniss d. Einwirkung der Schwerkraft auf Pflanzen 1880 (Sep. a. Act. Societ. Scient. Fennic Bd. 12). Die Experimente sind nicht ganz einwandsfrei.

5) J. Ray, Rev. général. d. Bot. 1897, Bd. 9, p. 255.

6) Fr. Schwarz, Unters. a. d. Bot. Inst. in Tübingen 1881, Bd. I, p. 53.

7) M. Mottier, Annals of Bot. 1899, Bd. 13, p. 355.

8) Elfving, Verhalten d. Grasknotens am Klinostaten 1884 (Sep. a. Ofversigt of finska wetensk. soc. förhandlingar 1884); R. Barth, Geotrop. Wachsthumskrümmung d. Knoten. Leipziger Dissert. 1894, p. 32. Vgl. Bd. II, Kap. XIII.

Schwerkraft sistirt wird, wenn diese parallel zur Längsachse des Knotens gerichtet ist.

Soweit wir urtheilen können, werden durch die Schwerkraft vorwiegend Orientirungsreize ausgelöst, die nicht allgemein und nicht unter allen Umständen nothwendig sind. Damit steht im Einklang, dass Pflanzen auch dann gedeihen, wenn die einseitige Wirkung der Schwerkraft eliminirt ist. Es ist dieses z. B. bei den freischwimmenden Algen der Fall, bei welchen durch die activen oder passiven Lagenänderungen und Drehungen die Stellung der Symmetrieachsen gegen die Lothlinie dauernd verändert wird. Auch ist die von einem Aste ausstrahlende Mistel nicht selten nach allen Richtungen des Raumes orientirt und die Ausläufer, die je nach der Helligkeit aufrecht wachsen oder auf den Boden gestreckt sind (II, Kap. XIII), lehren z. B., dass zu ihrem Fortkommen eine ganz bestimmte Orientirung gegen die Lothlinie nicht nothwendig ist. Vermuthlich werden auch viele höhere Pflanzen bei Eliminirung der einseitigen Schwerkraftwirkung (am Klinostaten) selbst dann ihre ganze Entwickelung durchlaufen können, wenn sie, wie der am Klinostaten gedeihende Phycomyces etc., im hohen Maasse geotropisch oder auch barymorphotisch reagiren.

Abschnitt VI.

Beeinflussung des Wachsthums durch chemische Agentien.

§ 30. Beeinflussung der Zuwachsbewegung.

Der zureichende Stoffwechsel ist, wie wiederholt betont wurde, die unerlässliche Bedingung für die lebendige Thätigkeit (Bd. I, § 1 u. s. w., Bd. II, § 1). Ohne Nahrung ist demgemäss ein Gedeihen unmöglich, und bekanntlich findet nur langsames und kümmerliches Wachsthum statt, wenn die zur Verfügung stehende Nahrung, oder auch nur ein Nährstoff, in qualitativer oder quantitativer Hinsicht ungenügend ist[1]). Da andererseits nach Ueberschreitung einer gewissen Concentration das Wachsthum durch die giftige oder die osmotische (II, § 33, 71) Wirkung der Stoffe benachtheiligt oder unmöglich gemacht wird, so giebt es für jeden einzelnen Nährstoff und für jede Nährlösung eine optimale Concentration (I, § 73). Aber auch die unnöthigen Stoffe üben durch ihren osmotischen oder giftigen Einfluss eine hemmende Wirkung aus. Die Giftwirkungen, die ebenfalls wichtige physiologische Reactionen sind, werden in II, § 72—75 behandelt, und bei dieser Gelegenheit sollen auch die auffälligen Accommodationen an bestimmte Gifte besprochen werden. Uebrigens findet auch in Bezug auf die Nährstoffe eine Accommodation insofern statt, als durch all-

---

1) Ueber die Folgen des Hungerzustandes vgl. z. B. Bd. I, p. 381, 410; Frank, Krankheiten d. Pflanzen, II. Aufl. 1895, Bd. I, p. 278.

mähliche Steigerung der Concentration die zunächst zulässige Grenze erweitert (II, § 33), bei Verminderung der Nahrungszufuhr aber die Thätigkeit verlangsamt und theilweise ökonomischer gestaltet wird[1]).

Ausserdem werden sowohl durch Nährstoffe, als auch durch bestimmte andere Stoffe verschiedenartige Reizwirkungen ausgeübt. So verursachen, wie schon (I, p. 373, 408, 575) mitgetheilt ist, submaximale Dosen von schädlichen Körpern oft eine transitorische oder dauernde Reaction, die durch eine Steigerung der Stoffwechselthätigkeit und vielfach auch durch eine Beschleunigung des Wachsthums bemerklich wird[2]). Da der Erfolg immer aus den verschiedenen hemmenden und beschleunigenden Beeinflussungen resultirt, so muss eine Steigerung der Stoffwechselthätigkeit oder auch der Protoplasmaströmung (II, Kap. XV) nicht von einer Beschleunigung der Zuwachsbewegung begleitet sein.

In gewissen Fällen gelingt es sogar, durch eine vorübergehende starke oder durch eine dauernde schwache Einwirkung in einem schlummernden Organ die Wachsthumsthätigkeit zu erwecken. So werden gewisse Pflanzen während der Winterruhe durch ein intensives, transitorisches Chloroformiren zum Austreiben veranlasst (II, § 60). Ferner bedarf es einer chemischen Reizung durch die Nährstoffe oder durch einen anderen Körper, um die Sporen gewisser Pilze, sowie die Samen einiger Phanerogamen zum Keimen zu bringen. Uebrigens sind die chemotropischen Bewegungen (II, Kap. XIII, XIV) und die Reizbewegungen von Drosera, Dionaea u. s. w. (II, Kap. XII) schöne Beispiele für die specifische Reizwirkung bestimmter chemischer Verbindungen.

Ausser den anregenden giebt es auch hemmende chemische Einflüsse. In dieser Hinsicht sind besonders interessant die Beobachtungen von S. Winogradsky und V. Omeliansky[3]), nach denen die Entwickelung der Nitrat- und Nitritbacterien (I, § 63) schon durch sehr geringe Mengen von solchen Körpern (Glycose, Pepton, Asparagin etc.) verlangsamt und gänzlich sistirt wird, die gerade als die besten Nährstoffe für andere Bacterien und für viele Pilze bekannt sind. Durch diese Eigenschaft wird also die Nitrification so lange verhindert, bis im Boden durch die Aufzehrung der organischen Nährstoffe das Wachsthum derjenigen Mikroorganismen lahm gelegt ist, die bei Gegenwart von Nitrat oder Nitrit durch ihre denitrificirende Thätigkeit einen Stickstoffverlust herbeiführen würden (I, p. 559). Beachtenswerth ist ferner, dass die auf die Oxydation von Ammoniak angewiesenen Nitritbacterien ein ansehnliches Quantum von Ammoniaksalzen vertragen, während diese schon in sehr geringer Concentration das Wachsthum der das Nitrit oxydirenden Bacterien sistiren. Derartige Wirkungen, die specifische Reizerfolge vorstellen, dürften noch vielfach aufgefunden werden. Hierzu gehört auch die bekannte That-

1) Vgl. z. B. Bd. I, § 73, p. 374, 548 etc. — Ueber den Einfluss eines plötzlichen Wechsels vgl. Bd. I, p. 139 u. die dort citirten Schriften, sowie Reinhardt, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 23, p. 495; C. Sokolowa, Das Wachsthum d. Wurzelhaare u. Rhizoiden 1897.

2) [N. Ono, Die Wachsthumsbeschleunigung einiger Algen u. Pilze durch chemische Reize 1900. Sep. a. Journ. Coll. Soc. Imp. Univ. Tokyo.]

3) S. Winogradsky u. V. Omeliansky, Centralbl. f. Bacteriol. 1899, II, Bd. 5, p. 436. Nach Duggar's Untersuchungen im Leipziger Institut hemmt 1% Pepton die Keimung von Ustilago avenarum.

sache, dass das Wachsthum vieler Bacterien durch ganz schwache Ansäuerung, also auch durch die Selbstproduction von Säure, aufgehoben wird, während andere Arten und manche Pilze einen hohen Säuregehalt vertragen[1]). Denn, dass thatsächlich diese Bacterien, ebenso wie die Nitrat- und Nitritbacterien, durch den hemmenden Stoff zunächst nicht getödtet werden, ergiebt sich daraus, dass das Wachsthum selbst nach längerer Zeit wieder aufgenommen wird, wenn die Säure neutralisirt oder der Zucker etc. entfernt wird. In diesen Fällen wirkt dann die Beseitigung der Hemmung als veranlassender Reiz.

In Folgendem sind nach Winogradsky und Omeliansky für einige Stoffe die Dosen in Proc. angeführt, welche die Entwickelung der Nitrat- und Nitritbacterien verlangsamen (Columne I), sowie diejenigen, welche die Entwickelung ganz verhindern (Col. II). Die Angaben in der letzten Horizontalreihe beziehen sich auf den Ammoniakgehalt im angewandten Ammonsulfat.

	Nitritbacterien		Nitratbacterien	
	I	II	I	II
Glycose	0,025—0,05	0,2	0,05	0,2—0,3
Pepton	0,025	0,2	0,8	1,25
Asparagin	0,05	0,3	0,05	0,5—1,0
Ammoniak	—	—	0,0005	0,015

Diese Thatsachen sind besonders desshalb wichtig, weil sie zeigen, dass im selbstregulatorischen Walten sehr wohl durch die eigene Stoffwechselthätigkeit der Pflanze allgemein oder localisirt eine Hemmung, oder umgekehrt ein Wiedererwecken der Wachsthumsthätigkeit, auch dann erzielbar ist, wenn im übrigen die besten Ernährungs- und Wachsthumsbedingungen geboten sind. Anderweitige Erfahrungen (II, Kap. VII) machen es sehr wahrscheinlich, dass solche Regulationen, ausser durch die Quantität der Nahrung, z. B. auch durch Quantitätsdifferenzen (Unterschiedsempfindungen) bewirkt werden. Bei Berücksichtigung dieser verwickelten Beziehungen ist es zu verstehen, dass, ausser durch andere Reize, auch durch eine Nährlösung die Keimung von Samen und Sporen veranlasst wird, die ohne eine solche Reizung die Wachsthumsthätigkeit nicht aufnehmen, obgleich in ihnen die nothwendigen Nährstoffe aufgespeichert sind. Die Bedeutung eines Nährstoffes oder der Nährstoffe darf überhaupt nicht allein nach dem Energieinhalt und nach der Verwendung als Baumaterial beurtheilt werden (I, p. 580). Denn die in den Stoffwechsel gerissenen oxydablen und nicht oxydablen Körper rufen wiederum, wie schon früher (I, p. 15) betont wurde, direct und indirect auslösende Wirkungen hervor.

Eine dauernde Beschleunigung der Wachsthums- und Productionsthätigkeit durch eine kleine Dosis eines schädlichen Stoffes ergiebt sich aus den, Bd. I, p. 408, angeführten Versuchen. Ein Beispiel für eine transitorische Beschleunigung, die auf eine Wachsthumshemmung folgt, welche durch eine vorübergehende intensivere Wirkung

---

1) Vgl. Bd. I, § 85, 92; sowie Flügge, Mikroorganismen 1896, III. Aufl., Bd. I, p. 456; H. Zumstein, Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 34, p. 174 (Euglena). — Ueber höhere Pflanzen, die auf alkalischem Boden gedeihen, siehe z. B. J. B. Davy, Investigat. of the native vegetation of Alkali Lands 1898 (Report of the University of California).

von Aether erzielt wurde, liefern für Keimpflanzen die Versuche von Townsend[1]). Da der Erfolg von der Versuchsanstellung abhängt, so ist es begreiflich, dass die von verschiedenen Forschern erhaltenen Resultate nicht immer übereinstimmen[2]).

Während es sich in den eben besprochenen Fällen um eine Regulirung des thätigen Wachsthums, bei der Erweckung aus der Winterruhe aber und in analogen Fällen um eine Abkürzung der Ruhezeit, also um eine physiologische Beschleunigungsreaction handelt, kommen z. B. die Sporen gewisser Pilze ohne einen äusseren Reiz nie zum Keimen. Nach den Versuchen, die Dr. Duggar[3]) in meinem Institut anstellte, keimen u. a. in reinem Wasser die Sporen von Botrytis vulgaris, nicht aber die von Aspergillus flavus, niger, Penicillium glaucum, Phycomyces nitens. Da aber in demselben Wasser nach dem Stehen über Paraffin sämmtliche Sporen von Aspergillus flavus und die Mehrzahl der Sporen von Asp. niger einen langen Keimschlauch entwickeln, da ferner von den übrigen genannten Pilzen wenigstens ein gewisser Procentsatz bei verschiedenen anderen Einwirkungen keimt, so ist damit erwiesen, dass es zum Keimen nur einer geeigneten Reizwirkung bedarf. Dabei kann natürlich die anregende Wirkung einer Nährlösung mit dem Consum der Nährstoffe zusammenhängen. Analoge Verhältnisse bieten die Sporen von Moosen, die im Dunkeln durch Zucker und weniger gut durch Pepton zum Keimen angeregt werden, die am Licht, aber auch in reinem Wasser keimen[4]).

Nach den vorliegenden Erfahrungen[5]) lässt sich mit Sicherheit voraussagen, dass die nähere Erforschung der Keimungsbedingungen der Pilzsporen mannigfache Eigenthümlichkeiten aufdecken wird. Mit der Thatsache, dass die Sporen von Merulius lacrymans[6]) nur in einem alkalischen Medium, die Sporen von Onygena equina[7]) erst nach der Einwirkung des Magensaftes keimen, ist noch keine tiefere Einsicht gewonnen. Ebenso ist aus dem Umstande, dass die Samen von Orobanche und Lathraea[8]) nur auf der Wurzel der Nährpflanze, gewisse Pollenkörner[9]) nur in der Narbenflüssigkeit keimen, mit Wahrscheinlichkeit zu schliessen, dass es sich um anregende chemische Reize handelt. Die zahlreichen Versuche über den Einfluss chemischer Agentien auf die Keimung anderer Samen[10]) haben bis dahin keine wissenschaftlich brauchbaren Resultate zu Tage gefördert.

---

1) C. O. Townsend, Annals of Bot. 1897, Bd. 11, p. 522.

2) Siehe u. a. Detmer, Landwirth. Jahrb. 1882, Bd. 11, p. 227; Elfving, Einwirkung von Aether u. Chloroform auf Pflanzen 1886, p. 12 (Sep. a. Ofversigt af Finska Vetensk. Soc. Förh. Bd. 28); Tassi, Bot. Jahresb. 1887, p. 27; Heckel ibid. 1889, p. 12; P. Sandsten, Minnesota Botanic. Studies 1898, II. ser., Bd. 1, p. 53. — Ueber den Einfluss von CO_2 siehe z. B. Lopriore, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 28, p. 623. O. Jensen, Centralbl. f. Bacteriol. 1900, Bd. 6, p. 762 (Hefe). — Ueber den fördernden Einfluss von Eisenweinstein auf Zygnema, Klebs, Unt. a. d. Bot. Institut in Tübingen 1886, Bd. 2, p. 545. — Ueber Beeinflussung der Athmung siehe Bd. I, p. 574.

3) Benecke (Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 28, p. 501) erkannte, dass bei Mangel von Kalium die Sporen gewisser Pilze nicht keimen.

4) Goebel, Flora 1896, p. 75; F. de Forest Heald, Gametophytic Regeneration. Leipz. Dissertat. 1897, p. 54. Vgl. Bd. II, p. 105, 114.

5) Siehe de Bary, Morphol. u. Biolog. d. Pilze 1884, p. 376. — Ueber Ruhezeiten vgl. auch Bd. II, § 59.

6) R. Hartig, D. echte Hausschwamm 1885, p. 25.

7) M. Ward, Philosoph. transact. 1899, Bd. 191, p. 278. Vgl. de Bary, l. c. p. 376.

8) Siehe die, Bd. 1, p. 351, cit. Lit. u. Heinricher, Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, Bd. 31, p. 77.

9) Molisch, Sitzgsb. d. Wien. Akad. 1893, Bd. 102, I, p. 428. Siehe auch Lidforss, Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 33, p. 240.

10) Nobbe, Samenkunde 1876, p. 269; W. Sigmund, Versuchsstat. 1896, Bd. 47, p. 1.

§ 31. Einfluss des Sauerstoffs auf die Zuwachsbewegung.

Die in § 30 entwickelten Principien gelten auch für den Sauerstoff, dessen allgemeine Bedeutung, unter gleichzeitiger Berücksichtigung des Wachsens und Gedeihens, in Bd. I, Kap. IX behandelt ist. Es genügt desshalb, daran zu erinnern, dass das Wachsthum eines jeden aeroben Organismus nur zwischen einer specifisch verschiedenen unteren und oberen Sauerstoffconcentration (Sauerstoffpressung) möglich ist. Das ziemlich tief liegende Minimum dürfte zumeist bei einem Sauerstoffgehalt der Luft von 0,1—3 Proc. zu suchen sein. Die Sauerstoffdichte bei gewöhnlichem Luftdruck gestattet aber nicht mehr das Wachsthum der Schwefelbacterien, überhaupt gewisser aerober Organismen, die nur in einem sauerstoffarmen Medium ihre Existenzbedingung finden, während bei den im vollen Luftgenuss lebenden Pflanzen das Maximum bei einer Sauerstoffdichte liegt, die 2- bis 30mal grösser ist, als die der gewöhnlichen Luft (I, § 100). Demgemäss ergiebt die graphische Darstellung eine specifisch verschiedene Curve und eine verschiedene Lage des Sauerstoffoptimums sowohl für die Zuwachsschnelligkeit und andere Partialfunctionen, als auch für das Gesammtgedeihen[1]). Beachtenswerth ist, dass die Wachsthumsschnelligkeit vieler Pflanzen durch eine Verdünnung der Luft beschleunigt wird. Jedoch scheint mehrfach mit der Bereicherung der Luft an Sauerstoff ein zweites secundäres Optimum aufzutreten.

Es ist auch schon früher (I, § 100) mitgetheilt, dass die Lage der auf den Sauerstoffeinfluss bezüglichen Cardinalpuncte mit der Entwickelung und nach den übrigen Aussenbedingungen gewisse Verschiebungen erfährt. Ebenso ist dargethan, dass und warum eine scharfe Grenze zwischen Aeroben und Anaeroben nicht besteht. Es sei nur wiederum daran erinnert, dass gewisse Anaeroben unter bestimmten Bedingungen bei vollem Luftzutritt gedeihen. Auch fand Chudiakow[2]), dass Bactridium butyricum, das normalerweise nicht mehr bei einem Luftdruck von 15 mm Quecksilber wächst, sich bei allmählicher Steigerung des Luftdrucks soweit accommodirt, dass es schliesslich bei einem Luftdruck von 50 mm Hg gut gedeiht.

Zur Ergänzung der historischen Bemerkungen in Bd. I, p. 582, 551 sei hier mitgetheilt, dass die Beziehungen zwischen Sauerstoffpressung und Zuwachsbewegung im näheren von P. Bert[3]), Wieler[4]), Jentys[5]), Jaccard[6]), Fr. Schaible[7])

---

1) Vgl. I, § 105. In Bd. I, p. 583 ist auch schon darauf hingewiesen, dass es zum Keimen der Samen einer höheren Partiärpressung bedarf als zum Wachsen der Keimpflanze. Vgl. hierüber auch Fr. Schaible, Beitr. z. wiss. Bot. von Fünfstück 1900, Bd. 4, p. 93. — Ueber den Einfluss des Sauerstoffs auf Bewegungen siehe Bd. II, Kap. XII—XV.

2) Chudiakow, Centralbl. f. Bact. 1898, Bd. 4, p. 392. Ueber Accommodation der Aerobien vgl. I, p. 548.

3) P. Bert, La pression barometrique 1878.

4) A. Wieler, Unters. a. d. Bot. Inst. in Tübingen 1883, Bd. I, p. 189. Die Methodik ist in dieser und den folgenden Arbeiten nachzusehen. Vgl. auch Bd. I, p. 551.

5) H. Jentys, Unters. a. d. Bot. Inst. in Tübingen 1888, Bd. II, p. 419.

6) P. Jaccard, Rev. général. d. Botan. 1893, Bd. 5, p. 289.

7) Fr. Schaible, Beit. z. wiss. Bot. v. Fünfstück 1900, Bd. 4, p. 93.

verfolgt wurden. Ueber das Wachsthum der aeroben und anaeroben Bacterien handelt die in Bd. I, Kap. IX angeführte Literatur, sowie die oben citirte Arbeit von Chudiakow.

Gesteigerte Sauerstoffpressung. Früher (I, p. 548) ist bereits dargelegt, dass der Sauerstoff in einer specifisch verschiedenen Concentration giftig und demgemäss bei der Annäherung an diese Concentration retartirend auf das Wachsthum wirkt. Um aber allein die Beeinflussung des Wachsthums durch die Veränderung der Sauerstoffdichte zu verfolgen, muss diese bei Constanz des auf der Pflanze lastenden Gasdruckes verändert werden. Denn durch eine genügende Steigerung des Gasdruckes wird nothwendigerweise, so gut wie durch einen ausseren Widerstand (II, § 35) eine Verlangsamung und endlich ein Stillstand des Wachsthums bewirkt. Wenn aber Jentys bei Compression von reinem Sauerstoff auf $^1/_3$—$^1/_4$ des Volumens (was einer Sauerstoffdichte in einer auf 14,2—19,2 Atmosphären comprimirten Luft entspricht) vielfach eine Wachsthumshemmung, bei der Compression auf $^1/_6$ des Volumens zumeist eine Schädigung der luftliebenden Pflanzen fand, so ist das wesentlich auf die Wirkung der Sauerstoffdichte zu schieben. Denn in der gewöhnlichen Luft, die auf $^1/_3$—$^1/_6$ comprimirt ist, pflegt das Wachsthum noch nicht gehemmt, ja sogar zum Theil etwas beschleunigt zu sein (Jaccard), wie das auch der Fall ist, wenn dieselbe Partiärpressung des Sauerstoffes durch die Verwendung von reinem Sauerstoff unter gewöhnlichem Luftdruck hergestellt wird (Wieler). Ein solches secundäres Maximum ist aber, wie auch Jentys fand, nicht bei allen Pflanzen nachzuweisen.

Bei Verminderung des Luftdruckes tritt in den luftliebenden Pflanzen der Regel nach eine deutliche Wachsthumsbeschleunigung ein, die gewöhnlich den Maximalwerth zu erreichen scheint, wenn die Luft auf $^1/_4$—$^1/_7$ verdünnt ist. Unter diesen Umständen wurde die Zuwachsbewegung bei verschiedenen Pflanzen 2- bis 3mal (Wieler), bei der Kartoffel (Jaccard) sogar 9mal schneller gefunden, als bei gewöhnlichem Luftdruck. Dieser Erfolg resultirt aus den Wirkungen, die gleichzeitig durch die Herabsetzung des Luftdruckes und die Verminderung der Partiärpressung des Sauerstoffs hervorgerufen werden. Dass schon die Verminderung der Sauerstoffdichte beschleunigend wirkt, lehren die Versuche, in denen die Luft mit indifferenten Gasen gemischt, also nur die Partiärpressung des Sauerstoffs vermindert wurde (Wieler, Jaccard). Die nur theilweise übereinstimmenden Angaben über die Bedeutung der beiden Aussenbedingungen lassen vermuthen, dass die Natur der Pflanze, die Versuchsdauer u. s. w. von wesentlichem Einfluss sind. Vielleicht fand Wieler bei Verminderung des Luftdruckes desshalb keinen wesentlichen Einfluss, weil er seine Versuche im allgemeinen über eine kürzere Zeit ausdehnte, als Jaccard und Schaible[1]). Dass dieses entscheidend sein kann, lehrt z. B. die Erfahrung, dass eine Zugwirkung zunächst eine Verlangsamung, weiterhin aber eine Beschleunigung des Wachsthums veranlasst (II, § 36). Möglicherweise beruht sogar der Erfolg der Luftdruckverminderung auf derselben Reizwirkung, da durch die Luftverdünnung die zur Aequilibrirung des Luftdruckes benutzte Turgorenergie disponibel und demgemäss die Spannung in der Pflanze entsprechend vermehrt wird. Jedenfalls wirkt aber die Luftdruckverminderung als Reiz. Denn durch die entsprechende Vermehrung der Hautspannung wird nicht rein mechanisch eine Wachsthumsbeschleunigung bewirkt (II, Kap. II). Diese mechanistische Annahme Schaible's (l. c. p. 146) beruht auf einer irrigen Anschauung über die Bedeutung der

---

1) Die Annahme Schaible's (l. c.), dass nur die Verminderung des Luftdruckes wirke, ist jedenfalls irrig, da es nach dem Gesagten für die Sauerstoffconcentration jedenfalls ein Maximum, Minimum und Optimum geben muss.

Turgorspannung bei dem Wachsthum. Nach dem Gesagten ist kaum zu bezweifeln, dass sowohl durch die Veränderung des Luftdruckes, als auch durch die Veränderung der Partiärpressung des Sauerstoffes eine Uebergangsreizung bewirkt wird, die bei einer kurzen (transitorischen) Evacuation (Wieler), also bei zu kurzer Inductionszeit nicht bemerklich zu werden braucht.

§ 32. Formative Erfolge durch chemische Mittel.

Insofern als durch den chemischen Umsatz im Stoffwechsel sowohl das Baumaterial, als auch die Betriebsenergie geschaffen werden, kann man die ganze Entwickelung und Gestaltung des Organismus als eine Chemomorphose bezeichnen, die durch die inneren und äusseren, also auch durch die chemischen Bedingungen in mehr oder minder auffälliger Weise in andere Bahnen gelenkt wird. Das geschieht schon durch die Quantität der Nahrung, denn bekanntlich fällt der Habitus einer Pflanze bei Mangel oder Ueberfluss von Nahrung oft recht verschieden aus[1]). In beiden Fällen kann u. a. das Blühen unterbleiben, indem das eine Mal die Bildung von Blüthen durch die üppige Entwickelung der vegetativen Theile unterdrückt wird, andererseits im Hungerzustand die Pflanze nicht genügend erstarkt, um Blüthen oder andere Fortpflanzungsorgane bilden zu können (vgl. II, § 24, 57). Die Entwickelung der Fortpflanzungsorgane wird aber nicht selten dann beschleunigt, wenn eine zuvor gut ernährte Pflanze in Nahrungsnoth geräth.

Wird das kümmerliche Gedeihen durch andere Ursachen, z. B. durch Gifte u. s. w. bewirkt, so kann, aber muss nicht ein ähnliches Verhalten eintreten wie bei Nahrungsmangel. Ohnehin ist es nicht auffallend, dass dasselbe chemische Agens unter Umständen ganz verschiedenartige Reactionen hervorruft, da der Erfolg immer von den Eigenheiten des Organismus und der jeweiligen Stimmung dieses abhängt. Desshalb lassen sich kaum allgemeingiltige Regeln für die formative Wirkung eines bestimmten Stoffes aufstellen. Nur soviel ist gewiss, dass formative Erfolge sowohl durch Nahrungsmangel und Nahrungsüberfluss, als auch durch Veränderung der Nährstoffmischung, ferner durch Säuren und Alkalien, durch Gifte, durch Enzyme und specifische Reizstoffe etc. verursacht werden[2]). Alle diese Mittel und ihre Combinationen werden offenbar auch, wie schon p. 129 betont wurde, in dem regulatorischen Innengetriebe verwandt, um durch localisirtes Hemmen und Fördern des Wachsthums Neuformationen und die besondere Ausgestaltung der Anlagen zu erzielen (vgl. II, Kap. VII). Da aber durch die verschiedene Combination der chemischen Agentien und der anderen Factoren sehr mannigfache formative Erfolge veranlasst werden können, so ist man auch nicht gezwungen, besondere, nur einem Einzelzweck dienende Reizstoffe, für die Bildung von Blüthen, Sporangien etc. anzunehmen (II, Kap. VII).

1) Siehe z. B. Frank, Krankheit. d. Pflanzen 1895, II. Aufl., Bd. I, p. 278.

2) Ueber osmotische und andere Einflüsse vgl. § 33, 34. — Ueber die zum Theil sehr auffällige Beeinflussung animalischer Organismen vgl. O. Hertwig, Zelle u. Gewebe 1898, p. 124.

Pilze. Die auffälligsten Reactionen vollführen begreiflicherweise diejenigen Organismen, die zu weitgehenden Anpassungen befähigt sind und die, wie viele Algen und Pilze, auch in der Natur ihren Formenkreis nur bei einem entsprechenden Wechsel der Aussenbedingungen durchlaufen (II, § 57). Ein solcher Wechsel ist nothwendig, um Pilze und Algen zur Production von Fortpflanzungsorganen zu veranlassen, jedoch geht die bezügliche Reizwirkung bei den verschiedenartigen Organismen in zweckentsprechender Weise von verschiedenen Factoren (chemische Einflüsse, Turgescenzzustand, Licht, Wärme, Uebergang in ein anderes Medium) und deren differenten Combinationen aus (vgl. auch II, § 57). Vielfach haben aber chemische Einflüsse eine hervorragende und entscheidende Bedeutung. Insbesondere werden von den Pilzen öfters durch den Consum von Nahrung, sowie durch die Ansammlung von Stoffwechselproducten die chemischen Aussenbedingungen modificirt und dadurch selbstregulatorisch chemische Reizwirkungen geschaffen (I, p. 515; II, § 57).

Es ist in der That sehr zweckmässig, dass in vielen Fällen schon durch die Abnahme und den Mangel der Nahrung die Bildung von Erhaltungs- und Fortpflanzungsmitteln veranlasst wird. So unterbleibt bei Bacterien, so lange sie reichlich mit Nahrung versorgt sind, die Sporenbildung, die jederzeit durch Nahrungsmangel hervorgerufen werden kann[1]. Erst durch Reduction der Nahrung werden auch die Plasmodien der Myxomyceten zur Bildung der Fruchtkörper veranlasst[2], und ebenso ist der Nahrungsmangel einer der Factoren, die in Saccharomyces die Sporenbildung anregen oder befördern[3]. Die Abnahme der Nahrung veranlasst ferner die Bildung der Zygoten bei Basidiobolus ranarum[4]) und wahrscheinlich bei verschiedenen Mucorineen, sowie das Auftreten der Zoosporen und Oosporen bei Saprolegnia[5]. An dem Mycelium von Nectria cinnabarina und Ascoidea rubescens beginnt die Abschnürung von Conidien erst bei Verminderung der Nahrung (Klebs, l. c.), und durch diesen Reiz wird Ascophanus carneus zur Production der Ascusfrucht[6]), Coprinus ephemerus zur Bildung des Hutes veranlasst (Klebs, l. c.).

Derartige Reactionen treten am besten ein, wenn die dargebotene Nahrung zuvor ein tüchtiges vegetatives Wachsen gestattete. Bei allzu spärlicher Nahrung, zum Theil auch dann, wenn die Gegenwart von Säuren, Alkalien, Giften u. s. w. von Anfang an nur ein kümmerliches Wachsen ermöglicht, tritt die Production von Fortpflanzungsmitteln ganz oder theilweise zurück. Ein kümmerliches vegetatives Wachsen ist also vielfach noch unter Bedingungen möglich, in welchen die Pflanze nicht die Fähigkeit gewinnt, weitere Productionen vorzunehmen (Klebs, l. c. p. 115). Auch in Bezug auf Temperatur, Licht u. s. w. (II, § 22, 24) haben wir bereits gehört, dass Maximum und Minimum für die vegetative Thätigkeit weiter hinausgeschoben zu sein pflegen, als für die reproductive Thätigkeit. Ana-

---

1) Buchner, Centralbl. f. Bacteriol. 1896, Bd. 20, p. 806; O. Schreiber, ebenda p. 431; Ph. Stephanidis, Bot. Centralbl. 1900, Bd. 82, p. 325; Klebs, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 96.

2) Klebs, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 98.

3) Klebs, l. c. p. 94. Ausserdem begünstigen verschiedene Factoren die Sporenbildung in der nicht gährthätigen Hefe. Vgl. E. Ch. Hansen, Centralbl. f. Bacteriol. II. Abth., 1898, Bd. 5, p. 1; A. Jörgensen, Mikroorganismen d. Gährungsindustrie 1898, IV. Aufl., p. 195; M. W. Beyerinck, Centralbl. f. Bact. II. Abth., 1898, Bd. 4, p. 662. — Ueber d. Züchtung von asporogenen Rassen vgl. II, Kap. VIII.

4) Raciborski, Flora 1896, p. 129.

5) Klebs, l. c. p. 91, 102.

6) Ch. Ternetz, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 298.

loges gilt für den Sauerstoff, von dem, ebenso wie von der Nahrung, häufig ein geringeres Quantum ausreicht, um die Bildung der einfacheren Fortpflanzungsmittel anzuregen, während die morphologisch höher stehenden erst bei etwas günstigeren Verhältnissen aufzutreten pflegen (Klebs, l. c. p. 132). Nach Klebs[1]) bildet z. B. Sporodinia grandis die Sporangien schon in einer Luft, die auf 15 mm Quecksilberdruck verdünnt ist, während die Production der Zygotenträger bei 20 mm Druck beginnt, die geschlechtliche Vereinigung dieser aber erst stattfindet, wenn der Luftdruck 60 mm übersteigt. In diesen und ähnlichen Fällen wird die Bildung der Zygoten also nicht durch den Mangel an Sauerstoff verursacht[2]), der aber den Uebergang des Plasmodiums der Myxomyceten in gewisse Dauerzustände veranlasst oder begünstigt. In den anaeroben Bacterien wird vermuthlich gerade der Zutritt von Sauerstoff die Formirung von Sporen oder anderen Dauerzuständen veranlassen.

Es wird also nicht nur durch die absolute Menge (Concentration) der Nahrung, sondern auch durch den Wechsel der Nahrungsmenge ein ansehnlicher Einfluss auf die formative Thätigkeit ausgeübt. Ein solcher Erfolg tritt im allgemeinen bei allseitiger (gleichmässiger) Verminderung der Nahrung ein, jedoch scheint in manchen Fällen gerade die localisirte Abnahme, also eine inhomogene Vertheilung der Nahrung besonders anregend zu wirken (Klebs 1900, l. c. p. 92; Bd. I, p. 137).

Ausser der Quantität ist auch die Qualität der Nahrung von wesentlicher Bedeutung. So wächst z. B. nach Klebs (1890, l. c. p. 111) Saprolegnia ausgezeichnet in Fleischextract, Pepton, Gelatine, bildet aber keine Fortpflanzungsorgane. Dagegen wird in diesem Pilz durch Leucin, Glutamin und reichliche Versorgung mit Phosphaten die Bildung der Oogonien befördert. Ausserdem ist aus den obigen Bemerkungen über Säuren, Alkalien und Gifte, sowie aus zahlreichen Beobachtungen von Klebs und anderen Forschern zu ersehen, dass die formative Thätigkeit nicht nur durch ernährende, sondern auch durch andere Stoffe in verschiedener Weise beeinflusst wird.

Alle diese und andere Beeinflussungen erstrecken sich aber nicht nur auf die reproductive, sondern auch auf die vegetative Thätigkeit[3]). Es ist in der That leicht zu sehen, dass die Pilze sich auf verschiedenen Nährmedien etwas und zum Theil erheblich verschieden gestalten. Besonders auffallend geschieht dieses bei Mucor racemosus und einigen anderen Mucorarten, die im Innern einer Zuckerlösung (während sie Gährung verursachen) in der Form hefeartiger Sprossungen wachsen, an der Oberfläche der Nährlösung aber, sowie auf Brot und anderen festen Nährböden sogleich wieder zu der sporangienbildenden Form zurückkehren. Diese Hefeform tritt aber nicht nur (bei vermindertem Sauerstoffzutritt) im Inneren einer gährenden Flüssigkeit auf, sondern wird ferner mehr oder weniger deutlich bei der Einwirkung von Citronensäure, sowie unter verschiedenen anderen Bedingungen gebildet[4]). Ausser Mucor werden verschiedene (aber nicht alle) Pilze

---

1) Klebs, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 66.

2) Wie das von van Tieghem u. einigen Forschern angenommen wurde. Vgl. Klebs 1900, l. c. p. 133.

3) Ausser den schon citirten Arbeiten finden sich diesbezügliche Untersuchungen z. B. bei Matruchot, Rech. s. l. developpement d. Mucedin. 1892; Bachmann, Bot. Ztg. 1895, p. 107; Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 34, p. 322; L. Planchon, Annal. d. scienc. naturell. 1900, VIII. sér., Bd. 11, p. 1; C. Werner, Die Bedingungen d. Conidienbildung bei einigen Pilzen, Dissert. 1898. Ueber Myxomycet. N. Ensch, Notes s. l. Myxomycetes 1899.

4) Siehe Klebs, Bedingungen d. Fortpflanzung 1896, p. 509 u. die hier citirte Literatur. Vgl. auch Bd. I, p. 561.

theilweise durch dieselben, theilweise durch andere Einwirkungen zur Formirung hefeähnlicher Sprossungen veranlasst[1]). Andererseits ändert sich auch die Gestaltung der Saccharomyces-Arten[2]) bei verschiedenen Ernährungsverhältnissen und Culturbedingungen, durch die ferner die Form mancher Bacterien[3]) in sehr auffälliger Weise modificirt wird.

Für Algen hat Klebs verschiedene morphogene Beeinflussungen festgestellt. So wird z. B. in Conferva die Bildung der Zoosporen (im Dunkeln) durch die 1 proc. Lösungen von Inulin, Amygdalin, Aesculin, nicht aber von Traubenzucker, Rohrzucker angeregt[4]). Ferner unterlässt Hydrodictyon (l. c. p. 144) schon in 0,2 proc. Knop'scher Nährlösung (I, p. 413) die Formation von Zoosporen, die dann bei der Uebertragung in Wasser schnell entstehen[5]). Aehnliche Beziehungen finden sich bei Vaucheria (l. c. p. 116), Chlamidomonas (l. c. p. 432) etc. Auch ist bei den Algen, ähnlich wie bei den Pilzen, zur Bildung der Fortpflanzungsmittel häufig eine höhere Sauerstoffpressung nöthig. So wächst Vaucheria repens (l. c. p. 117) noch bei einem Barometerstand von 3 mm, bildet aber erst bei 18 mm normale Sexualorgane.

Phanerogamen. Ueber die morphogenen und anatomischen Erfolge des allgemeinen oder partiellen Hungerzustandes, sowie der Einwirkung einzelner Salze vgl. Frank, Krankheiten der Pflanzen 1895, II. Aufl., Bd. I, p. 278. Ferner Dassonville, Rev. général. d. Botan. 1896, Bd. 8, p. 284; G. Bonnier, Compt. rend. 1897, Bd. 125, p. 794; G. H. Pethybridge, Beitr. z. Kenntniss d. Einwirkung d. anorgan. Salze, Göttingen 1899; Téodoresco, Rev. général. d. Botan. 1899, Bd. 11, p. 445 (Kohlensäuremangel); P. Gottschery, Annal. d. scienc. naturell. 1899, VIII. sér., Bd. 9, p. 61. Ueber die Beeinflussung der Cystolithen durch den Mangel an Ca und Si vgl. Bd. I, p. 427, 430. — Ueber Salzpflanzen siehe Bd. II, § 33.

---

1) Klebs, l. c., ferner Zopf, Pilze 1890, p. 17; Schostakowitsch, Flora 1895, Ergänzungsband p. 362; Raciborski, Flora 1896, p. 126.

2) E. Ch. Hansen, Compt. rend. d. Laboratoire d. Carlsberg 1900, Bd. 5, p. 1; Jörgensen, Mikroorganismen d. Gährungsindustrie IV. Aufl., 1898, p. 195 u. die an diesen Stellen citirte Lit.

3) Flügge, Mikroorganismen 1896, III. Aufl., Bd. I, p. 52, 430, 478 etc.; Migula, System d. Bact. 1897, Bd. I, p. 173, 212 u. die hier citirte Lit. — Für Essigbacterien Hansen, Centralbl. f. Bacteriol. II. Abth. 1895, Bd. I, p. 36; Compt. rend. d. Labor. d. Carlsberg 1900, Bd. 5, p. 39; W. Henneberg, Centralbl. f. Bact., II. Abth., 1898, Bd. 4, p. 16.

4) Klebs, Bedingungen d. Fortpflanzung 1896, p. 351. — Vgl. auch G. Senn, Bot. Ztg. 1899, p. 97, Einfluss von Sauerstoff auf die Coloniebildung. — Ueber die Bedeutung chemischer Reize für die Bildung der Copulationsschläuche siehe Bd. II, Kap. XII. — An dem ungenügend ernährten Prothallium der Farne unterbleibt ebenfalls die Bildung der Sexualorgane. Prantl, Bot. Ztg. 1881, p. 754.

5) Nach B. E. Livingstone (Botan. Gazette 1900, Bd. 30, p. 289) wirkt in solchem Sinne bei Stigeoclonium nur der Wechsel der osmotischen Leistung der Lösung.

Abschnitt VII.

Einfluss des Wassergehaltes und des Turgescenzzustandes.

§ 33. Beeinflussung der Zuwachsbewegung.

Das Wachsthum ist in hohem Grade von der Wasserversorgung und dem Wassergehalt abhängig. Denn schon eine geringe Senkung des Turgors verursacht eine erhebliche Verlangsamung der Zuwachsbewegung (des Flächenwachsthums der Zellhaut), die mit Aufhebung der Turgorspannung der Zellmembran zum Stillstand kommt und vielfach schon vor dem gänzlichen Schwinden der Turgorspannung aufzuhören scheint, so dass gewelkte Pflanzen nur noch langsam oder gar nicht wachsen[1]).

Ebenso bewirken die Verminderung und die Aufhebung der Turgorspannung durch die osmotische Wirkung einer (indifferenten) Salzlösung eine Verlangsamung und eine Aufhebung des Flächenwachsthums der Zellhaut[2]). Dieses Wachsthum wird also durch die Aufhebung der Turgorspannung, sowie durch gewisse andere Eingriffe in den immerhin noch wasserreichen Zellen ausgeschaltet, in welchen Athmung und andere Stoffwechselprocesse fortschreiten (I, p. 576), in denen u. a. auch um den plasmolysirten Protoplasten eine neue Zellhaut gebildet wird (I, § 84).

Die Pflanzen sind aber in sehr ungleichem Maasse befähigt, auf osmotisch wirksamen Lösungen zu gedeihen. Während viele Pflanzen schon nicht mehr auf Lösungen fortkommen, die 1—2 Proc. NaCl enthalten oder die mit einer solchen Lösung isosmotisch sind, wachsen manche Pilze und Algen noch in Lösungen, die 17—20 Proc. NaCl enthalten[3]). Desshalb werden auch gewisse Organismen in der Natur noch in Salzseen gefunden, deren Wasser nahezu mit NaCl gesättigt ist (Lit. bei Stange, l. c.), und gewisse kleine Algen sieht man in gesättigten Lösungen von Kaliumnitrat auftreten.

Eine solche Anpassungsfähigkeit wird, wie schon mitgetheilt ist (I, p. 415), durch eine entsprechende Stoffaufnahme oder durch die selbstthätige Turgorregulation ermöglicht. Vermöge dieser wird in den Pflanzen, wenn sie in

---

1) Ueber die Bedeutung des Turgors für das Wachsthum vgl. II, Kap. II. — Aus Bd. I, p. 143 ist zu ersehen, dass Sporen etc. in feuchter Luft nur durch Thaubildung die zum Keimen nothwendige Wassermenge gewinnen können.

2) Siehe z. B. de Vries, Mechan. Ursache d. Zellstreckung 1877, p. 57; Klebs, Unters. a. d. Bot. Inst. zu Tübingen 1886, Bd. 2, p. 489; Wieler, Ber. d. bot. Gesellsch. 1887, p. 375; Stange, Bot. Ztg. 1892, p. 253; True, Annals of Bot. 1895, Bd. 9, p. 365; Reinhardt, Bot. Festschrift f. Schwendener 1899, p. 431. — Die Salzlösung gelangt vom Wurzelsystem allmählich auch in die in Luft ragenden Theile.

3) Näheres Bd. I, p. 414 u. in den dort citirten Arbeiten von Eschenhagen, Stange, Oltmanns, Richter, Bruhns, Fischer, Klebs. Von neuer Literatur nenne ich noch L. Errera, Bullet. d. l'Académ. royale d. Belgique 1899, p. 95; A. Yasuda, Jour. Coll. Sc. Imp. Univ. Tokyo 1900, Bd. 13, p. 101 (Flagellaten, Infusorien); A. Pettersson, Archiv f. Hygiene 1900, Bd. 37 (Bacterien).

eine concentrirtere Lösung kommen, die osmotische Energie des Zellinhaltes gesteigert und die frühere Turgorspannung der Zellhaut ganz oder theilweise wieder hergestellt. Diese Ausgleichung wird zwar von manchen Pflanzen ziemlich schnell ausgeführt, jedoch veranlasst selbst bei diesen ein plötzlicher Wechsel der Concentration eine gewisse Störung und eine transitorische Verlangsamung oder Sistirung des Wachsthums[1]). Dieser Erfolg wird ebenso bei plötzlicher Zunahme, als bei plötzlicher Abnahme der Concentration erzielt. Im ersteren Falle kann dann vorübergehend Plasmolyse auftreten, während eine Zersprengung gewisser Organismen eintritt, wenn durch starke Verdünnung der umgebenden Lösung die Turgorspannung der Zellhaut zu weitgehend gesteigert wird[2]). Eine solche Zersprengung erfahren Bryopsis, Derbesia schon beim Versetzen in Quellwasser, während andere in Flussmündungen wachsende Meeresalgen darauf angewiesen sind, bei dem Wechsel von Ebbe und Fluth den Uebergang aus salzigem in süsses Wasser und umgekehrt täglich durchzumachen. Es fehlt aber auch nicht an Pflanzen, die zwar zu einer allmählichen Accommodation befähigt sind, bei plötzlichem Wechsel indess so geschädigt werden, dass sie absterben[3]). Ausserdem wird nach Errera[4]) Aspergillus niger durch fortgesetzte Cultur auf hochconcentrirter Lösung derart adaptirt, dass die Sporen befähigt sind, sogleich auf hochconcentrirten Lösungen zu keimen, und dass diese Befähigung bei der Rückführung auf eine verdünnte Lösung erst allmählich ausklingt.

Je nach der Transpiration und der Wasserversorgung (I, Kap. VI) sind ferner

---

1) Stange, Bot. Ztg. 1892, p. 253; Richter, Flora 1892, p. 53; Oltmanns, Jahrb. f. wiss. Bot. 1891, Bd. 23, p. 370; Flora 1895, p. 47; True, Annals of Bot. 1895, Bd. 9, p. 366. — Vgl. auch Bd. II, § 8.

2) Vgl. Bd. I, p. 415 und Eschenhagen, Einfluss von Lösungen verschieden. Concentration auf Schimmelpilze 1889, p. 35 (Pilze); Noll, Arbeit. d. Bot. Inst. in Würzburg 1888, Bd. 3, p. 522 (Algen); B. Lidforss, Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 33, p. 247 (Pollenkörner); A. Fischer, Zeitschr. f. Hygiene u. Infectionskrankheit. 1900, Bd. 35, p. 1. — Ein Zerplatzen tritt z. B., ohne dass die Concentration der umgebenden Lösung geändert wird, in manchen Pollenschläuchen ein, nachdem diese eine gewisse Grösse erreicht haben. Ferner tritt nach A. Fischer (l. c.) nach dem Uebertragen von Bacterien in eine concentrirtere Lösung vielfach eine Zersprengung (Plasmoptyse nach Fischer l. c. p. 5) ein, die von A. Fischer (Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 73) unter solchen Bedingungen auch an Infusorien beobachtet wurde. Die Annahme von Fischer (l. c.), die Zersprengung sei die Folge des osmotischen Ueberdrucks, der durch das schnelle Eindringen der Salzlösung erzeugt werde, ist nicht zulässig, da auch durch die schnellste Diosmose doch nur die Ausgleichung der Potentialdifferenz und somit die Wiederherstellung des früheren Turgescenzzustandes erzielt werden kann. Sofern die Zersprengung wirklich nur durch einen gesteigerten osmotischen Druck verursacht wird, könnte dieser aber z. B. dadurch zu Stande kommen, dass das Wachsthum retardirt wird, die Production osmotisch wirksamer Substanz aber noch fortdauert, also nicht entsprechend regulirt oder vielleicht sogar beschleunigt wird. In derselben Weise dürfte das oben erwähnte Zersprengen von Pollenschläuchen zu deuten sein. (Vgl. II, § 71.)

3) Vgl. A. Richter, Flora 1892, p. 54 (Algen); Stahl, Bot. Ztg. 1884, p. 166 (Plasmodien); Karsten, Diatom. d. Kieler Bucht 1899, p. 152; M. Massart, Archiv. d. Biologie 1889, Bd. 9, p. 547 (Bacterien); A. Fischer, 1900, l. c. (Bacterien). Vgl. II, § 71. — Beispiele, dass gewisse Zellen sich nicht plasmolysiren lassen und durch Salzlösungen getödtet werden, bei Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleist. 1893, p. 307; Reinhardt, Botan. Festschrift für Schwendener 1899, p. 458.

4) L. Errera, Bullet. d. l'Academ. royal. d. Belgique 1899, p. 95. Ueber Nachwirkungen vgl. II, § 56, 61, 65 u. s. w.

der Turgescenzzustand und damit die Zuwachsbewegung der Landpflanzen erheblichen Schwankungen unterworfen, die beim Welken bis zu dem Einstellen des Wachsthums gehen. Das Gedeihen unter solchen Umständen lehrt, dass solche Schwankungen ertragen werden. Indess dürfte bei schnellem Wechsel ebenfalls eine transitorische Wachsthumsstörung eintreten, die Godlewski[1]) beobachtete, als er eine plötzliche Steigerung der Transpiration veranlasste.

Naturgemäss wird bei einer bestimmten Wasserversorgung die ausgiebigste Wachsthumsthätigkeit, Productionsthätigkeit etc. erzielt[2]). Denn eine zu reichliche Wasserzufuhr kann z. B. durch Injection der Intercellularen u. s. w. hemmend wirken, und zudem ist nicht nur der Turgescenzzustand, sondern sind auch die Transpiration und die hiermit verknüpfte Wasserbewegung von physiologischer Bedeutung. Weiter ist schon früher (I, p. 415) hervorgehoben, dass für das Gedeihen eine bestimmte Concentration der Nährlösung am günstigsten ist und dass z. B. die obligaten Meeresalgen nicht mehr fortkommen, wenn die osmotische Wirkung des Salzwassers unter einen gewissen Werth sinkt.

§ 34. Formative Erfolge.

Wir haben hier nicht auf die bekannte und geographisch wichtige Thatsache einzugehen, dass in der Natur die Entwickelung und der Character der Vegetationsdecke in hervorragendem Grade durch die gebotenen Wasser- und Feuchtigkeitsverhältnisse beherrscht werden[3]). Uebrigens ist früher (I, Kap. VI) der Eigenschaften und Einrichtungen gedacht, durch welche die Pflanzen befähigt sind, mit dem aufgenommenen Wasser mehr oder weniger öconomisch zu walten, und bei dieser Gelegenheit ist auch darauf hingewiesen, dass die maassgebenden Eigenschaften, je nach den Aussenbedingungen, bis zu einem gewissen Grade zweckentsprechend ausgebildet werden. So hörten wir, dass an trockeneren Standorten die Cuticula stärker und damit die Transpiration verringert (I, p. 221), ferner die Ausbildung der Leitbahnen durch die gesteigerte Inanspruchnahme gefördert wird (I, p. 198). Auch die Hemmung des Wachsthums[4]) durch unvollkommene Turgescenz (ungenügende Wasserversorgung) hat eine selbstregulatorische Bedeutung, da mit dem Kleinbleiben der Pflanze die Oberfläche reducirt und damit der Wasserverlust durch Transpiration vermindert wird. Hierdurch nehmen diese Pflanzen bis zu einem gewissen Grade den Character von Xerophyten an, bei denen andererseits die typischen Charactere mehr oder minder abgeschwächt werden, wenn sie bei reichlicher Wasserzufuhr üppiger wachsen.

---

1) Godlewski, Anzeig. d. Acad. d. Wissensch. zu Krakau 1890, p. 170.

2) Wollny, Forsch. a. d. Gebiete d. Agriculturphysik 1897, Bd. 20, p. 56; Ad. Mayer, Journal f. Landwirthsch. 1898, p. 167. — Vgl. auch Bd. I, p. 190, 217.

3) Vgl. u. a. Schimper, Pflanzengeographie 1898, p. 3. — Siehe auch dieses Buch II, § 70.

4) Vgl. Sorauer, Bot. Ztg. 1873, p. 145; 1878, p. 1; de Vries, Landwirth. Jahrb. 1877, Bd. 6, p. 896; Frank, Krankheit. d. Pflanzen IV. Aufl., 1895, Bd. I, p. 212; Wollny, Forschung. a. d. Gebiete d. Agriculturphysik 1897, Bd. 20, p. 56 u. die an diesen Stellen cit. Lit. — Siehe auch dieses Buch Bd. II, p. 115.

Anpassungen sind immer nur in gewissen Grenzen möglich und besonders dann, wenn diese weit gezogen sind, darf man auf auffällige formative Reactionen rechnen. Bei manchen amphibischen Pflanzen (Ranunculus fluitans, Sagittaria, gewissen Algen etc.) ist z. B. die Landform so verschieden von der Wasserform, dass man zwei distincte Arten vor sich zu haben glaubt. Ferner ändert sich bei manchen Wasserpflanzen die formative Thätigkeit in auffallender Weise an den aus dem Wasser hervortretenden Theilen. So sind die Schwimmblätter von Ranunculus aquatilis, Nuphar luteum, Potamogeton natans, die Luftblätter von Sagittaria ganz anders gestaltet als die Wasserblätter, die allein gebildet werden, so lange die Pflanze von Wasser bedeckt ist[1]. Unter diesen Umständen, also in zu tiefem Wasser, pflegen Blüthen, die normalerweise über Wasser treten, selbst dann nicht zur Entfaltung zu kommen, wenn ihre Anlage unter Wasser gebildet wird[2].

Ebenso unterbleibt bei verschiedenen niederen Pflanzen unter Wasser die Bildung derjenigen Fortpflanzungsorgane, die normal ausserhalb des Wassers (Substrates) entstehen. Das gilt z. B. für die Conidien von Aspergillus niger, für die Sporangien von Mucor, Pilobolus etc., die auch innerhalb eines festen Substrates sich nicht bilden, während z. B. bei Saprolegnia alle Fortpflanzungsorgane unter Wasser formirt werden[3]. Aehnliche Eigenthümlichkeiten und Verschiedenheiten kann man u. a. auch bei Moosen[4] beobachten.

Weiter wird ohne einen Wechsel des umgebenden Mediums, nur durch die Abnahme des Wassergehaltes, bei Plasmodien von Myxomyceten, bei Vaucheria, Botrydium etc. die Bildung von besonderen Dauerzuständen veranlasst, die befähigt sind das Austrocknen auszuhalten[5]. Bis zu einem gewissen Grade gehört hierher auch die Erfahrung, dass Phanerogamen, die an feuchten Standorten nicht blühen, bei Verminderung der Wasserzufuhr, wohl in Folge der reducirten Entwickelung der vegetativen Theile, zur Bildung von Blüthen schreiten[6].

---

1) Lit. bei Askenasy, Bot. Ztg. 1870, p. 193; H. Schenck, Biolog. d. Wassergewächse 1886; Goebel, Pflanzenbiol. Schilderung. 1893, II, p. 283; Organographie 1898, I, p. 224; Wächter, Flora 1897, p. 367. Nach F. Brand Botan. Centralbl. 1894, Bd. 57, p. 168 bildet Nuphar luteum unter 12 C. keine Schwimmblätter.

2) Vgl. z. B. Schenck, l. c. p. 112; Goebel 1893, l. c. p. 369.

3) Lit. Klebs, Bedingungen d. Fortpflanzung 1896, p. 453, 472; Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 32; 1900, Bd. 35, p. 115; J. Ray, Rev. général. d. Bot. 1897, Bd. 9, p. 257; Fr. Gräntz, Einfluss d. Lichts auf einige Pilze 1898, p. 61; C. Werner, Die Bedingungen der Conidienbildung bei einigen Pilzen, Dissert. 1898; H. Bachmann, Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 34, p. 322; Ch. Ternetz, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 298; (L. Celakovsky, Bot. Centralbl. 1900, Bd. 83, p. 292.)

4) Ueber formative Beeinflussungen bei Laub- u. Lebermoosen vgl. H. Schenck, l. c. p. 49; Lorch, Flora 1894, p. 424; Goebel, Organographie 1898, p. 225.

5) Vgl. über diese und anderweitige formative Reactionen, de Bary, Morphol. u. Biol. d. Pilze 1884, p. 460 (Myxomyceten). — Ueber andere Pilze siehe die in der Anmerk. 3 citirten Abhandlungen. Für Algen etc. vgl. Cienkowski, Mélang. biolog. de Bullet. d. l'Academ. d. St. Pétersbourg 1876, Bd. 9, p. 537; Rostafinski u. Woronin, Bot. Ztg. 1877, p. 660; Stahl, Bot. Ztg. 1879, p. 129; Klebs, Bedingungen d. Fortpflanzung 1896, p. 223, 331 etc.; [L. Matruchot u. L. Molliard, Compt. rend. 1900, Bd. 131, p. 1248 (Stichococcus); B. E. Livingstone, Botanic. Gazette 1900, Bd. 30, p. 289.]

6) Vgl. auch II, p. 104. — Ueber Nothreife des Getreides etc. siehe Frank, Krankheiten d. Pflanz. 1895, Bd. I, p. 267.

In vielen Fällen liegt ohne Frage die nächste fassbare Ursache der Perception in einer Modification des Turgors, der indess bei dem Wachsthum nicht nur als mechanische Dehnkraft in Betracht kommt (II, Kap. II). Ausserdem wird z. B. die Verstärkung der Leitbahnen wahrscheinlich durch die Wasserbewegung sowie die weitere Ausbildung der Cuticula vermuthlich durch die Transpiration und die mit ihr verketteten Bewegungen veranlasst. Nach dem Untertauchen in Wasser kann ausserdem die Einschränkung der Sauerstoffzufuhr etc. ein entscheidender Factor werden. Beachtet man aber, dass den Ranken eine Unterschiedsempfindung für den festen und flüssigen Aggregatzustand zukommt (II, Kap. XII), so muss man die Möglichkeit zugeben, dass ein anderes Object eine Unterschiedsempfindung für den flüssigen und gasförmigen Aggregatzustand oder auch für verschiedene Flüssigkeiten besitzt. Ausserdem mag in manchen Fällen aus der ungleichen Beeinflussung (Turgorsenkung u. s. w.[1]) verschiedener Theile (durch eine Unterschiedsempfindung) eine Reizwirkung hervorgehen, und zweifellos entspringt der Erfolg öfters aus der Combination einiger der obigen und noch anderer Factoren. Demgemäss ist es oft schon schwierig, die zur Reaction führenden Ausseneinflüsse zu präcisiren. Es ergiebt sich dieses auch aus den folgenden Betrachtungen, in welchen wir naturgemäss nicht eine Aufzählung der verschiedenen formativen Reactionen liefern, die, wie immer, auf uns unbekannten inneren Qualitäten beruhen.

Durch eine Turgorverminderung wird jedenfalls eine Wachsthumsverzögerung bewirkt. Dagegen muss ein anderer Factor verursachen, dass die völlig turgescente Wurzel von Landpflanzen in Luft und ebenso in Wasser etwas langsamer wächst, als im Erdboden, während in diesem umgekehrt das Wachsthum der Wasserwurzeln von Lemna, Hydrocharis, Azolla verzögert wird[2]. Aus den Versuchen von Wakker geht wenigstens soviel hervor, dass diese Erfolge nicht durch eine ungenügende Sauerstoffzufuhr veranlasst werden. Durch diese wird aber unter Umständen eine Wachsthumshemmung in den untergetauchten Stengeln von Landpflanzen verursacht[3], da diese nicht so gut eine genügende Menge von Sauerstoff aus dem Wasser zu gewinnen vermögen.

Eine auffällige Wachsthumshemmung durch das Hervortreten aus dem Wasser findet sich bei Hydrocharis morsus ranae, Ranunculus sceleratus, Marsilia quadrifolia etc., bei welchen der Blattstiel eines Schwimmblattes das Wachsthum einstellt, nachdem die Lamina auf die Oberfläche des Wassers gelangt ist. Erhöht man das Wasserniveau, so dass die Lamina sich wiederum unter Wasser befindet, so wird der Blattstiel von neuem zu einem entsprechenden Wachsthum veranlasst[4]. Da diese durchaus zweckentsprechende Reaction auch in dampfgesättigter Luft eintritt, so kann sie nicht wohl auf Transpiration und Turgorsenkung beruhen. Es ist aber auch noch zweifelhaft, ob diese Reaction, wie Karsten nachzuweisen

1) Ueber wechselseitige Wasserentziehung vgl. Bd. I, p. 194.

2) Sachs, Arbeit. d. Bot. Inst. in Würzburg 1874, Bd. I, p. 409, 589; Wakker, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 77.

3) Siehe z. B. Frank, Cohn's Beitr. z. Biol. 1872, Bd. I, p. 76; Vöchting, Organbildung 1878, p. 131; Wakker, l. c. Nach A. P. Mazé, Annal. d. l'Institut Pasteur 1900, Bd. 14, p. 250 keimen nicht alle Samen unter Wasser. — Vgl. Bd. I, Kap. V.

4) Frank, Cohn's Beitr. z. Biol. 1872, I, p. 31; Karsten, Bot. Ztg. 1888, p. 566; Goebel, Pflanzenbiol. Schilderungen 1893, p. 311. — An diesen Stellen finden sich auch Mittheilungen über die Verlangsamung des Wachsens an den in Luft ragenden Theilen anderer Wasserpflanzen.

sucht, durch die Veränderung der Sauerstoffzufuhr[1]) oder durch andere Momente veranlasst wird, die sich aus dem Uebergang von Wasser in Luft ergeben. Da schon die Bedeckung der Blattfläche mit einer dünnen Wasserschicht das Wachsthum des Blattstieles anregt, so können der Wasserdruck (vgl. II, § 35) und der durch den Auftrieb bewirkte mechanische Zug (vgl. II, § 36) nicht wohl als Reizursachen in Betracht kommen.

Ebensowenig sind die Reizursachen präcisirt, durch welche die Bildung von Schwimm- und Luftblättern oder andere formative Vorgänge veranlasst werden. Erwähnt mag hier sein, dass in Wasserpflanzen bei normaler Lebensweise das Durchlüftungssystem, Schwimmblasen etc. gewöhnlich besser ausgebildet werden, als bei Aufenthalt in Luft[2]). Ferner wird im allgemeinen durch Wasser, auch schon durch feuchte Luft, die ausgedehnte oder localisirte Bildung der verschiedenen Arten von Aerenchym begünstigt[3]). Dagegen fällt in Luftblättern die anatomische Differencirung (Pallisadengewebe etc.) unvollkommener aus, wenn sie durch Aufenthalt in feuchter Luft oder unter Wasser den normalen Verhältnissen (Transpiration etc.) entzogen werden[4]).

Auffällige und je nach den Anpassungen specifisch verschiedene Reactionen finden sich auch bei den Pilzen. Bei Sporodinia grandis, sowie bei Penicillium, Aspergillus u. s. w. unterbleibt nach Klebs[5]) die Bildung von Sporangien unter Wasser und ebenso in dampfgesättigter Luft, weil die Transpiration als Bildungsreiz wirkt. Diese ist aber nicht für die Production der Zygoten nöthig, deren Bildung in dampfgesättigter Luft gefördert wird, so dass Sporodinia je nach den Feuchtigkeitsverhältnissen zur Bildung von Sporangien oder Zygoten veranlasst werden kann. Dagegen wird nach Klebs (l. c. p. 62) die Bildung der Conidien von Eurotium (vgl. Bd. I, p. 415) hauptsächlich durch eine Beschränkung der Wasserzufuhr veranlasst. Da aber bei gewissen Pilzen die Conidien, Sporangien etc. normal unter Wasser auftreten, ist es nicht auffallend, dass nach H. Bachmann[6]) Mortierella van Tieghemi die Luftsporangien ohne Transpiration, d. h. in völlig

---

1) Ueber den Einfluss der Sauerstoffpressung auf das Wachsthum vgl. II, § 31.

2) Schenck, Jahrb. f. wiss. Bot. 1889, Bd. 20, p. 526; Goebel, Organographie 1898, I, p. 224.

3) Schenck, l. c. p. 526; Goebel, Pflanzenbiol. Schilderung. 1893, p. 256; Wieler, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 31, p. 519; v. Tubeuf, Forstl. naturw. Zeitschr. 1898, p. 519; H. Devaux, Annal. d. scienc. naturell. 1900, VIII. sér., Bd. 12, p. 221.

4) Eberdt, Ber. d. Bot. Ges. 1881, p. 371; Kohl, Transpiration d. Pflz. 1886, p. 94, 114; P. Lesage, Compt. rend. 1894, Bd. 118, p. 255; Bonnier, Annal. d. scienc. naturell. 1894, VII. sér., Bd. 20, p. 350; Junger, Bibliothec. botan. 1895, Heft 32, p. 1. — Anderweitige anatom. Angaben z. B. ferner bei de Bary, Vergl. Anat. 1877, p. 639; Kohl, l. c. p. 91; R. Keller, Biol. Centralbl. 1898, Bd. 18, p. 241; Wollenweber, Bot. Centralbl. 1898, Bd. 74, p. 184; E. Jahn, Fünfstück's Beitr. z. wiss. Bot. 1897, I, p. 281; Lazniewski, Flora 1896, p. 260; Schimper, Pflanzengeographie 1898, p. 20 u. s. w. — In den cit. Schriften (z. B. Goebel, Organographie 1898, p. 226) sind auch Thatsachen über die Beeinflussung d. Bildung von Stacheln, Haaren etc. durch Feuchtigkeit mitgetheilt. Ueber Haare vgl. auch Bd. I, p. 138.

5) Klebs, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 61; 1900, Bd. 35, p. 115; Ch. Ternetz, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 298. — Ueber die Bedeutung d. Transpiration für Wachsthum vgl. Bd. I, p. 217; B. Schmid, Bot. Centralbl. 1898, Bd. 76, p. 302. Da sich nach Celakovsky (Bot. Centralbl. 1900, Bd. 83, p. 292) die Sporangien, Conidien etc. auch beim Einwachsen in Oel, also bei Ausschluss von Transpiration bilden, so muss der Uebergang in das fremde Medium (wie auch bei Hydrocharis etc.) noch in anderer Weise als Reiz wirken.

6) H. Bachmann, Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 34, p. 323. — Vgl. Klebs 1900, l. c. p. 122.

dampfgesättigter Luft erzeugt. Diese Reactionen hängen wie immer von den anderweitigen Bedingungen ab, durch welche die jeweilige Stimmung modificirt und durch deren Variation unter Umständen ähnliche Reactionen wie durch den Einfluss der Feuchtigkeitsverhältnisse erzeugt werden (vgl. II, § 20, 21). Beispiele hierfür liefern denn auch die citirten Arbeiten, aus denen u. a. zu entnehmen ist, dass durch die Sauerstoffpressung die Bildung der Sporangien bei Sporodinia in geringerem (Klebs), bei Mortierella in erheblicherem Grade (Bachmann) beeinflusst wird.

Die Beobachtungen in der Natur lehren schon, dass das Leben in Wasser oder auf feuchtem Substrat die formative Thätigkeit der Algen beeinflusst. Belege hierfür finden sich in den p. 140 citirten Studien, in welchen auch die zum Theil sehr auffälligen formativen Aenderungen behandelt sind, die Algen durch die osmotische Wirkung von Lösungen erfahren. Erwähnt mag hier werden, dass z. B. Vaucheria durch die Ueberführung von feuchtem Boden in Wasser zur Production von Zoosporen angeregt wird, dass in fliessendem Wasser aber die Bildung der Sexualorgane zu unterbleiben pflegt[1]. In diesen, wie in anderen Fällen bleibt dann zu entscheiden, ob das fliessende Wasser durch den mechanischen Zug (II, § 36) oder in anderer Weise durch die Bewegung und die hiermit verknüpften Verhältnisse als formativer Reiz wirkt (vgl. II, § 57)[2].

Die Feuchtigkeitsverhältnisse können natürlich die Neubildung und die Fortbildung eines Organes in verschiedenem Maasse beeinflussen. So werden bei gewissen Wasserpflanzen die Blüthen in Wasser angelegt, aber nicht entfaltet, während in anderen Fällen durch Untertauchen in Wasser die Fortbildung der in Luft entstandenen Anlagen beeinträchtigt wird[3]. Weiter wird z. B. durch Wassermangel die Bildung der Wurzelanlagen nicht in solchem Grade gehemmt, wie das Auswachsen dieser Anlagen[4].

Da bei der Einwirkung von Salzlösungen die Gesammtheit der Aussenbedingungen sich anders gestaltet, als bei der Herabsetzung des Turgors durch Transpiration, so fallen in beiden Fällen die formativen Effecte nicht selten auch dann mehr oder weniger verschieden aus, wenn die gelösten Salze nur osmotisch, also nicht durch ihre chemische Qualität wirken. Ich muss mich hier darauf beschränken, auf die Notizen in Bd. I, p. 415 und im übrigen auf die zahlreichen Einzelangaben in der Literatur zu verweisen[5].

---

1) Klebs, Bedingungen d. Fortpflanzung 1896, p. 223.

2) Vgl. u. a. Klebs, l. c. p. 441 (Hydrurus); Goebel, Pflanzenbiol. Schilderung. 1893. II. Theil, p. 441.

3) Vgl. z. B. F. Gräntz, Einfluss d. Lichts auf einige Pilze 1898. p. 61. — Dagegen wird das Auswachsen von Wurzelanlagen im Wasser gefördert.

4) Vöchting, Organbildung i. Pflanzenreich 1878, p. 125 u. 142; Pfeffer, Arbeit. a. d. Bot. Inst. in Würzburg 1871, Bd. I, p. 97.

5) Ausser der I, p. 415 citirten Lit. nenne ich von inzwischen erschienenen Arbeiten Schimper, Pflanzengeographie 1898, p. 98; Diels, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 308; Dassonville, Rev. général. d. Botan. 1898, Bd. X, p. 15; R. Otto, Ber. bot. Gesellsch. 1899, p. 139; M. Eberhardt, Compt. rend. 1900, Bd. 131, p. 193, 513; J. Beauverie, Compt. rend. 1901, Bd. 132, p. 226. Ausserdem vielfache Angaben, auch über niedere Pflanzen, in den in diesem Abschnitt, ferner in den § 32 citirten Arbeiten über chemische Einflüsse, die ja oft mit den osmotischen Eingriffen zusammengreifen. Von älterer Lit. über Algen sei noch hingewiesen auf Famintzin, Mélang. biologiqu. Pétersbourg 1871, Bd. 8, p. 226.

Abschnitt VIII.

Beeinflussung des Wachsens durch mechanische Eingriffe.

§ 35. Mechanische Wirkungen.

Abgesehen davon, dass durch einen genügenden mechanischen Widerstand die Ausführung des angestrebten Wachsens unmöglich gemacht wird, werden durch Zug, Druck, Erschütterungen u. s. w. je nach den Eigenheiten der Pflanze verschiedenartige Reizwirkungen ausgelöst.

Die wachsthumsthätige Pflanze vermag übrigens gegen eine hemmende Widerlage eine hohe Druckwirkung zu entwickeln, wie schon die Erfahrung lehrt, dass ein eingeklemmter Stamm, eine eingeklemmte Wurzel u. s. w. schwere Steine fortzuschieben und sogar Felsstücke abzusprengen vermögen. Diese mechanische Aussenleistung wird erzielt (vgl. II, p. 34), indem dann, wenn die Widerlage die Vergrösserung der Zelle unmöglich macht, das Flächenwachsthum der Zellwand noch fortschreitet und hierdurch, unter allmählicher Entspannung der Zellhaut, die Turgorenergie gegen die Widerlage gelenkt wird. Ist durch die totale Entspannung der Zellhaut die ganze Turgorenergie übertragen, so ist der höchste Aussendruck erreicht, den zartwandige Zellen und Gewebe zu bewirken vermögen, während dickwandige Zellen durch ein actives Wachsen der Zellwand eine fernere Steigerung der Aussenleistung zu Stande bringen können[1].

Für die bis dahin gemessenen Druckwirkungen reicht die Turgorenergie aus, die in wachsenden Zellen zumeist der osmotischen Leistung einer 1,5—4 proc. Lösung von Kaliumnitrat entspricht, also 4,3—15 Atmosphären (ca. 4—15 Kilo pro 1 cm^2) beträgt (I, p. 129). Diese Turgorenergie erfährt bei der mechanischen Hemmung des Wachsthums vielfach keine Veränderungen (z. B. in der Wurzel von Zea mais, in Spirogyra, Chara), während sie u. a. in der Wurzel von Faba vulgaris um ca. $^1/_3$ zunimmt, so dass auf diese Weise die Befähigung zu einer höheren Aussenleistung gewonnen wird. Wenn diese z. B. nur auf 6 Atmosphären steigt, so würde doch schon ein 10 cm dickes und 100 cm langes Wurzel- und Stengelstück nach aussen einen Gesammtdruck von 6000 Kilo ausüben und man versteht desshalb, dass die oben erwähnte Verschiebung und Sprengung von Steinen erzielt werden können. Da die Aussenleistung mit der Grösse der drückenden Fläche steigt, so wird der Aussendruck mehr und mehr zunehmen, wenn sich z. B. die in einen Spalt eingedrungene Wurzel durch das ihr mögliche Wachsthum verbreitert und die Druckfläche ausserdem durch das Auswachsen von Seitenwurzeln vermehrt wird. Bei geringer Grösse der wirksamen Fläche ist allerdings die absolute Druckleistung nicht ansehnlich. Jedoch reicht z. B. ein Druck von 300 Gr., wie er durch die Querschnittsfläche

1) Näheres über dieses wie das Folgende bei Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen 1893.

einer Keimwurzel von Faba entwickelt wird, aus, um, wenn ein seitliches Ausbiegen unmöglich ist, zu bewirken, dass die Spitze der Wurzel in eine widerstandsfähige Masse (z. B. in eine Kartoffelknolle) eindringt und in dieser fortwächst[1]).

Die Entwickelung des Druckes gegen eine unverrückbare Widerlage geht verschieden schnell, im allgemeinen aber mit einer allmählich nachlassenden Schnelligkeit von statten. In der Wurzel von Faba und in anderen schnell wachsenden Organen pflegt die Aussenleistung nach 2—4 Tagen nicht mehr weit von dem Maximum entfernt zu sein. Dass aber der Aussendruck allmählich noch weiter ansteigt, beweist schon der Umstand, dass der umhüllende Gipsverband zuweilen erst nach 2—3 Wochen gesprengt wird. Dieser Gang der Reaction beruht darauf, dass das die Aussenleistung regulirende Flächenwachsthum der Zellhaut mit zunehmender Entspannung mehr und mehr verlangsamt, übrigens öfters schon vor der totalen Entspannung sistirt wird (vgl. II, p. 32). Ist die Reaction von einer Turgorschwellung begleitet, so pflegt diese schneller von statten zu gehen und nach wenigen Tagen auf dem Höhepunct angekommen zu sein.

In principieller Hinsicht wird nichts geändert, wenn die Widerlage nicht aus einer todten Masse, sondern aus lebendigem Gewebe besteht, wie das bei der Ausbildung der Gewebespannung, also dann der Fall ist, wenn die Aussenleistung der positiv gespannten Gewebe gegen die negativ gespannten Gewebe gerichtet ist. Nach dem Einschliessen in einen Gipsverband wird, ebenso wie in einem spannungslosen Gewebe, der Druck gegen die todte Widerlage durch das Entspannen der Zellwände erzielt. Gleichzeitig nimmt die Spannungsdifferenz zwischen den Geweben mehr und mehr ab und schwindet ganz, sofern das Maximum der theoretisch möglichen Aussenleistung erreicht wird (vgl. II, p. 38 u. 72; Pfeffer, l. c. p. 426). Bei Entfernen der Widerlage wird die frühere Gewebespannung sowie in der einzelnen Zelle die frühere Turgorspannung hergestellt. Dieses geschieht plötzlich, wenn z. B. die Wurzel die Widerlage sprengt, und es ist desshalb wichtig, dass die Zellwand während der Entspannung die Fähigkeit bewahrt, der vollen Turgorspannung zu widerstehen (II, p. 31).

Nachdem der Aussendruck bis zur Aequilibrirung des Widerstandes angeschwollen ist, vermag das wachsende Organ die Widerlage unter einer entsprechenden Arbeitsleistung vor sich her zu schieben. Jedoch wird bei grösserer Inanspruchnahme die Zuwachsschnelligkeit ebenso gut verlangsamt, wie der Gang eines Menschen, der eine grössere Last auf einen Berg zu tragen hat. Eine solche Verlangsamung ist indess nicht nöthig, wenn die zu hebende Last nicht zu gross ist. In analoger Weise vermag eine Pflanze, unter regulatorischer Steigerung des Energieaufwandes, in der bisherigen Schnelligkeit fortzuwachsen, obgleich sie für dieselbe Wegstrecke eine grössere Arbeit zu leisten hat. In der That wird die Wachsthumsschnelligkeit der Wurzel selbst durch den Widerstand eines zäheren Bodens nicht nennenswerth beeinflusst. Denn die Keimwurzel von Faba, die einen maximalen Aussendruck von 300—400 gr entwickelt, wächst in einem Lehmboden, der einen Widerstand von 100—120 gr entgegensetzt, fast

1) Vgl. II, Kap. XIII, XVII, Pfeffer, l. c. p. 362; Peirce, Bot. Ztg. 1894, p. 169.

ebenso schnell wie in Wasser[1]). Ferner wird nach Krabbe[2]) das Dickenwachsthum unserer Bäume wohl durch einen Gegendruck von 10—15 Atmosphären, nicht aber durch einen solchen von 2—4 Atm. verlangsamt.

Durch die mechanische Hemmung des Wachsens lassen sich natürlich besondere Gestaltungen erzielen. So wird ein Stengel, eine Wurzel in einem engen Spalte abgeflacht, weil die angestrebte Wachtsthumsthätigkeit nur soweit zur Ausführung kommt, als es die Widerlage erlaubt. Einer Kürbisfrucht lässt sich demgemäss, wie es die Chinesen seit alter Zeit ausführen, eine beliebige Gestalt aufdrängen, wenn man sie im jugendlichen Zustand in eine Form leitet, die sie mit dem Fortwachsen, analog wie eine sich einpressende plastische Masse, ausfüllt[3]). Mit der Unterdrückung des formativen Wachsens wird naturgemäss auch die Zelltheilung und die innere Ausgestaltung unmöglich gemacht. Im Gipsverband verharren desshalb das Urmeristem, das Cambium u. s. w. in einem unthätigen Zustand und die schon in Differencirung begriffenen Zellen fallen etwas verschieden, zum Theil etwas kleiner aus[4]). Auch ist schon (II, § 12) darauf hingewiesen, dass der Zell- und Kerntheilung eine bestimmte Orientirung vorgeschrieben wird, wenn durch den mechanischen Widerstand das Wachsthum nur in einer bestimmten Richtung ausführbar ist.

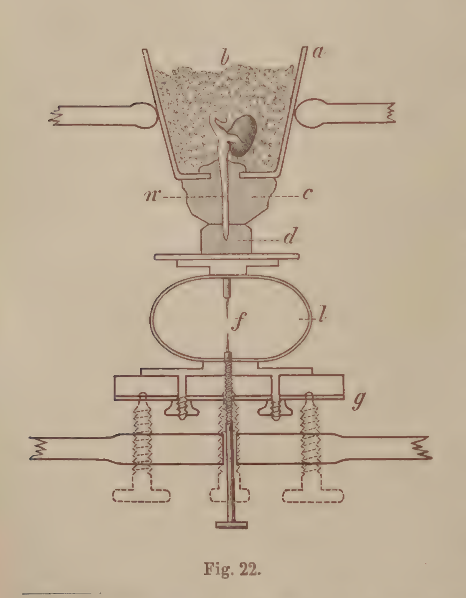


Fig. 22.

Methodisches. Die Thatsache, dass Pflanzen eine hohe Aussenleistung zu Stande bringen, ist schon lange bekannt, eine causale Einsicht in diesen physiologischen Process wurde indess erst durch meine Untersuchungen gewonnen[5]). In diesen Studien wurde die Hemmung des Wachsthums zumeist durch die Anlegung eines Gipsverbandes erzielt, eine Methode, die fernerhin vielfache Verwendung gefunden hat. Mit Hinweis auf die Beschreibung der Technik in meiner Arbeit, beschränke ich mich darauf anzudeuten, wie die Druckleistungen ermittelt wurden. In Fig. 22 ist die Wurzel *w* der Keimpflanze, die sich in dem Topfe *a* in Sägespähnen *b* befindet, in

1) Pfeffer, l. c. p. 328, 422 u. das letzte Kap. dieses Buches. — Siehe auch Wakker, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 90. — Die irrige Annahme, die Wachsthumsschnelligkeit der Wurzelspitze werde bei mechanischer Hemmung des Wachsens in der Streckungszone beschleunigt, habe ich in Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 481 corrigirt.

2) Krabbe, Wachsthum d. Verdickungsringes u. d. Holzzellen 1884, p. 55, 60; Friedrich, Bot. Ztg. 1897, p. 371. — Ueber die Spannungsintensität d. Rinde vgl. II, § 18.

3) Vgl. Pfeffer 1893, l. c. p. 267.

4) Pfeffer 1893, l. c. p. 356; Newcombe, Effect of mechanic. resistance on the growth. Leipzig. Dissert. 1893; Annals of Botan. 1894, Bd. 8, p. 403; Botanic. Gazette 1894, Bd. 19, p. 149; Krabbe, Wachsthum d. Verdickungsringes u. d. Holzzellen 1884, p. 50, 60. Vgl. auch Bd. II, § 9, 12. — Dass die Bildung der Jahresringe nicht eine Folge einer veränderlichen Druckwirkung ist, ergiebt sich aus II, § 61.

5) Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1893; Studien zur Energetik d. Pflanze 1892.

den Gipsguss *c*, die Wurzelspitze aber in den separirten Gipsguss *d* eingeschlossen. Dieser, den die wachsende Wurzel fortzustossen strebt, wirkt gegen die Feder *l* und, wenn diese genügend stark gewählt wird, ist schon nach einer geringen Compression der Feder ein Gegendruck entstanden, der das fernere Wachsthum hemmt. Die Grösse dieser Compression und damit die Höhe des Längsdruckes ergiebt sich aus der Annäherung der Nadelspitzen *f*, die mikrometrisch mit dem Ablesemikroskop (Fig. 6, p. 22) controlirt wird. Zur Messung des Querdruckes (Fig. 23) lässt man den beweglichen Theil des Gipsgusses (*d*) gegen die Feder *l* wirken. Die verschiedenen Schrauben (*g*) in Fig. 22 und 23 dienen zur Befestigung von Apparattheilen, zur Herstellung des gewünschten Druckes zu Beginn des Versuches u. s. w. In meiner Arbeit (p. 261) ist auch angegeben, in welcher Weise während des Wachsthums ein constanter Widerstand unterhalten werden kann.

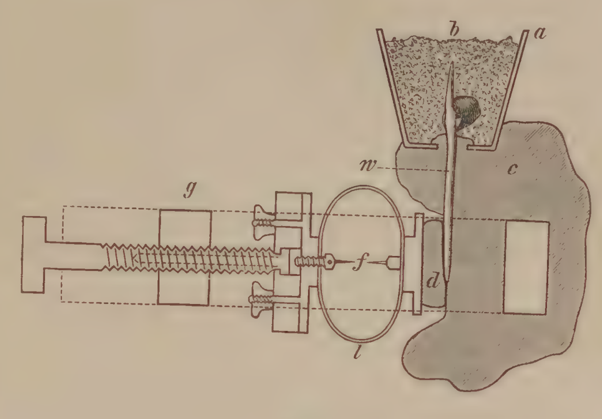


Fig. 23.

Die Turgorverhältnisse wurden durch die übliche plasmolytische Methode ermittelt (I, § 24). Die Entspannung der Zellwand ergiebt sich u. a. schon daraus, dass sich eine soeben eingegipste Wurzel bei der plasmolytischen Aufhebung der Turgordehnung in der Gipsform erheblich verkürzt, dass aber keine Verkürzung eintritt, nachdem die Wurzel 2—3 Tage in dem Gipsguss verweilt hat (Pfeffer, l. c. p. 311).

Wasserdruck. Dass das Wachsthum durch die Steigerung des Luftdruckes verlangsamt wird, ist schon früher (II, p. 132) erwähnt. Ebenso ist klar, dass eine Pflanze nur unter Ueberwindung des Wasserdruckes die luftführenden Intercellularräume vergrössern kann. Da, wo solche fehlen, dürfte indess der Wasserdruck als solcher auf das Wachsthum keinen erheblichen Einfluss ausüben. Denn da die Zelle für Wasser durchlässig ist, gleicht sich der Wasserdruck immer aus, und bei einer Vermehrung oder Verminderung dieses wird demgemäss die Turgorspannung der Haut nicht auf die Dauer verändert. In der That gedeihen Bacterien u. s. w. in grossen Meerestiefen[1]), und nach Melsens[2]) erhält sich die Hefe in einer Nährflüssigkeit, die durch den Druck von 8000 Atmosphären comprimirt ist.

---

1) Siehe B. Fischer, Centralbl. f. Bact. II. Abth. 1900, Bd. 6, p. 58 u. die Bd. I, p. 283 citirte Lit.

2) Melsens, Compt. rend. 1870, Bd. 70, p. 831. Vgl. ferner Certés, Compt. rend. 1884, Bd. 99, p. 111; H. Roger, Compt. rend. 1894, Bd. 119, p. 963. — Nach Berthold (Mittheil. a. d. zool. Station in Neapel 1882, Bd. 3, p. 431) übt der Wasserdruck auf die Vertheilung der Meeresalgen keinen erheblichen Einfluss aus.

§ 36. Reizwirkungen durch Zug.

Während ein mechanischer Widerstand verursacht, dass die Pflanze auf Beseitigung des Hemmnisses hinarbeitet, veranlasst eine Inanspruchnahme durch Zug, dass die Widerstandsfähigkeit des Organes und zwar zum Theil in einem erheblichen Grade verstärkt wird. So fand Hegler[1]), dass das Hypocotyl der Keimpflanze von Helianthus annuus, das durch den Zug von 160 gr zerriss, 250 gr zu tragen vermochte, nachdem es während 2 Tagen durch ein Gewicht von 150 gr gespannt gewesen war. Unter dem Einfluss einer Spannung von 250 und 300 gr war dann in einigen weiteren Tagen die Tragfähigkeit auf mehr als 400 gr gestiegen. Die Blattstiele von Helleborus niger, deren Zerreissungsfestigkeit bei ca. 400 gr lag, hatten in Folge der successiv steigenden Belastung im Laufe von 5 Tagen eine Tragfähigkeit = 3,5 Kilo ausgebildet, während sich diese in den nicht in Anspruch genommenen Blattstielen inzwischen nur wenig verändert hatte.

Eine solche Reactionsfähigkeit scheint der Regel nach den wachsenden und den noch jugendlichen Organen zuzukommen. Wenigstens wurde ein positives Resultat mit Stengeln, Blatt- und Blüthenstielen (auch mit etiolirten Organen) der verschiedensten Pflanzen, mit Ranken (vgl. II, Kap. XII), mit den Internodien von Chara[2]) erhalten. Es ist auch durchaus zweckentsprechend, dass z. B. bei zunehmendem Gewicht der heranwachsenden Frucht die Tragfähigkeit des Fruchtstieles vermehrt wird, dass überhaupt die mechanische Inanspruchnahme als ein Reiz wirkt, durch den die mechanische Widerstandsfähigkeit in selbstregulatorischer Weise, natürlich nur bis zu einem gewissen Grade, gesteigert wird. Uebrigens ist bekannt, dass auch in thierischen Organismen durch den Gebrauch und die Inanspruchnahme die Ausbildung und die Leistungsfähigkeit der Muskeln, Knochen etc. gefördert wird[3]).

Die Steigerung der Tragfähigkeit kann bei der Pflanze nur auf einer Zunahme oder Veränderung der Wandungsmasse beruhen (II, Kap. IV), und es ist begreiflich, dass da, wo Arbeitstheilung vorhanden ist (II, Kap. IV), die Reaction in hervorragendem Maasse in den der Festigung dienenden Geweben eintritt. In der That wird nach Hegler häufig eine Vermehrung der Collenchymzellen oder eine Zunahme der Wanddicke in diesen oder in sclerenchymatischen Zellen beobachtet. In dem Blattstiel von Helleborus niger geht die Wandverdickung so weit, dass bei kräftiger Zugspannung in Menge dickwandige Bastfasern aus Phloëmelementen entstehen, die normalerweise dünnwandig bleiben[4]).

Durch den gesteigerten Zug wird in vielen Pflanzen eine gewisse Beschleu-

---

1) Vgl. meine vorläufige Mittheilung in Sitzungsb. d. Sächs. Gesellsch. d. Wissenschaft. 1891, p. 639.

2) J. Richter, Flora 1894, p. 418.

3) O. Hertwig, Die Zelle u. d. Gewebe 1898, p. 106.

4) Natürlich handelt es sich nur um eine Fortbildung vorhandener Elemente und es ändert an der Sachlage nichts, wenn bei Helleborus niger (wie mir übrigens bekannt ist) in der Natur zuweilen dickwandige Bastfasern gefunden werden, die bei Helleborus viridis normalerweise eine mächtige Schicht bilden. Vgl. dazu E. Küster, Flora 1900, p. 173.

nigung des Wachsthums (bis zu 20 Proc.) verursacht, nachdem zunächst, wenigstens bei plötzlich gesteigerter Inanspruchnahme, während 1—2 Tagen eine Verlangsamung (bis zu 80 Proc.) eingetreten war[1]). Da eine solche transitorische Verlangsamung auch durch eine plötzliche Steigerung der Turgorspannung verursacht wird (II, p. 31), so scheint sie in erster Linie eine Folge der Störungen zu sein, die durch den schnellen Wechsel hervorgerufen werden. Ob aber z. B. die bedeutende Verlängerung gewisser Pflanzen (Ranunculus fluitans, Glyceria fluitans) in schnell fliessendem Wasser[2]) allein durch den vermehrten mechanischen Zug verursacht wird, können nur exacte Untersuchungen entscheiden, da mit dem Wechsel und der Bewegung des Wassers auch andere Aussenbedingungen modificirt werden. (Vgl. II, p. 141.)

Der Zugreiz wirkt zunächst nur local, und in dem Maasse, wie die Spannung aufgehoben wird, fällt die Tragfähigkeit der neuen Zuwachsstücke wieder geringer aus. Offenbar wirken aber auch die in der Pflanze selbstthätig erzielten Spannungen in einem analogen Sinne wie eine künstlich erzeugte Zugspannung, wenn auch das Resultat voraussichtlich durch anderweitige Reactionen beeinflusst wird, die bei diesem inneren Walten gleichzeitig ausgelöst werden. Newcombe[3]) beobachtete übrigens, dass die mechanisch wirksamen Elemente dünnwandiger in einem Stengel ausfallen, der in einem Gipsverband eingeschlossen ist. Da unter diesen Umständen eine gewisse Reduction der Wanddicke an den Holzelementen auch dann eintritt, wenn in ihnen während der Versuchsdauer eine lebhafte Wasserleitung (Transpirationsstrom) stattfindet (Newcombe 1893, p. 46), so folgt daraus, dass die Ausbildung dieser Elemente ausser durch den Transpirationsstrom auch durch andere Factoren beeinflusst wird.

Da bei dem gewaltsamen Krümmen eines Sprosses die Convexseite in Zugspannung versetzt wird, so ist es verständlich, dass in dieser eine Verdickung der Zellwandungen eintritt[4]). Vielleicht wird auch theilweise durch die Spannungsreizung verursacht, dass, wie schon Knight[5]) fand, an einem Baume, der bei geeigneter Befestigung durch den Wind nur in einer Ebene hin- und hergebogen wird, die Jahresringe in Richtung dieser Schwingungsebene kräftiger ausgebildet werden. Die Zugspannungen, welche durch die Bewegung der oberirdischen Organe auf die Wurzel ausgeübt werden, müssen in der Wurzel verstärkende Reizwirkungen ausüben. Auch ist anzunehmen, dass die mechanische Inanspruchnahme die bessere Ausbildung von Haftorganen begünstigt. In der That giebt Ray[6]) an, dass die Befestigung von Sterigmatocystis an das Substrat durch die Bewegung der Culturflüssigkeit gesteigert wird.

---

1) Die transitorische Hemmung wurde zuerst beobachtet von Baranetzky, Tägl. Periodicität d. Längenwachsthums 1879, p. 20 (Sep. a. Mém. d. l'Acad. d. St. Pétersbourg, VII. sér., Bd. 27). Näher untersucht wurde der Gegenstand von M. Scholz (Cohn's Beitr. z. Biol. 1887, Bd. 4, p. 323) u. besonders von R. Hegler (ebenda 1893, Bd. 6, p. 383), der den Zusammenhang mit der Verstärkungsreaction aufdeckte.

2) Kerner, Pflanzenleben 1891, Bd. 2, p. 495; Goebel, Pflanzenbiol. Schilderung. 1893, II, p. 331; Jungner, Biblioth. botanic. 1895, Heft 32, p. 21.

3) F. Ch. Newcombe, Effect of mech. resistance on the growth 1893, p. 40; Annals of Botany 1894, Bd. 8, p. 234.

4) Pfeffer, Ber. d. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. 1891, p. 642; Elfving, Zur Kenntniss d. Krümmungserscheinungen 1888.

5) Knight, Philosoph. Transact. 1803, II, p. 280; ibid. 1811, p. 217 (Beobachtungen an Wurzeln); Büsgen, Bau u. Leben der Waldbäume 1897, p. 68. — Vgl. auch II, § 61.

6) J. Ray, Revue général d. Botan. 1897, Bd. 9, p. 252.

§ 37. Anderweitige Reizwirkungen.

Der Druck gegen einen in den Weg tretenden Widerstand kommt zunächst durch die Wachsthumsthätigkeit, also ohne das Hinzutreten einer besonderen Reizwirkung zu Stande. Durch die Hemmung des Wachsthums und der damit verknüpften Processe werden aber Reizwirkungen erzielt[1]), durch die auch andere Organe in Mitleidenschaft gezogen werden können (II, § 45). Zu den in Betracht kommenden inneren Factoren gehört die Veränderung der Spannungszustände (II, § 36). Denn hierdurch wird, so gut wie durch einen von aussen wirkenden Zug, offenbar eine Reaction hervorgerufen, durch die, sei es mit oder ohne transitorische Wachsthumsstörung, das betroffene Organ so lange auf Zunahme oder Abnahme der Festigung hinarbeitet, bis ein den bestehenden Spannungen entsprechender Gleichgewichtszustand erreicht ist (vgl. II, § 36 u. I, p. 15). Neben dieser Reactionsfähigkeit (Zugreizung) sind allgemeiner oder vereinzelt anderweitige Sensibilitäten ausgebildet, vermöge derer z. B. durch Erschütterungen, durch Berührung mit einem festen Körper, überhaupt durch eine besondere Art der mechanischen Beeinflussung, die Wachsthumsthätigkeit modificirt und formative Erfolge veranlasst werden.

Ein verschiedenes Empfindungsvermögen, auf Grund dessen wir Erschütterungsreize (Stossreize) und Tastreize (Contactreize, Kitzelreize) unterscheiden, tritt besonders deutlich in den verschiedenen Bewegungen hervor, die durch mechanische Reize verursacht werden (II, Kap. XII). Hier sei nur kurz erwähnt, dass bei Stossreizbarkeit, die wir bei Mimosa pudica finden, die Pflanze auf jede beliebige Erschütterung durch Stoss, Wind, Regen reagirt, während eine Ranke, der Tastreizbarkeit zukommt, zwar durch eine sehr sanfte, wiederholte Berührung mit einem festen Körper, aber nicht durch die kräftigsten mechanischen Wirkungen gereizt wird, die man durch den Wind, durch einen Wasser- oder Quecksilberstrahl erzielt. Die Ranken etc. vermögen also, wie wir durch unser Tastgefühl, den festen und flüssigen Aggregatzustand zu unterscheiden, und werden in Folge dieses besonderen Empfindungsvermögens auch nicht durch die Berührung mit nasser Leimgallerte (Gelatine) gereizt (vgl. II, Kap. XII).

Durch eine solche Tastreizung wird in den Ranken, in dem Sporangiumträger von Phycomyces etc. eine Wachsthumsbeschleunigung (II, Kap. XIII) ausgelöst, die zu einer Krümmungsbewegung führt, sofern der Reiz einseitig applicirt wird oder sofern das Organ nur einseitig empfindlich ist. Ausser dieser Krümmungsbewegung wird bei den Blattstielkletterern u. s. w. ein zum Theil sehr erhebliches Dickenwachsthum des gereizten Organes verursacht. Ferner tritt die Neubildung oder die Fortbildung der Haftscheiben an den Ranken von Ampelopsis, Bignoniaceen etc. nur in Folge eines Contactreizes ein, der auch nöthig ist, um die Production der Saugwurzel von Cuscuta zu veranlassen[2]). Ebenso

1) Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistung 1893, p. 333, 427.

2) Näheres Bd. II, Kap. XII. Ueber die Hapteren der Podostemonaceae vgl. Warming, Bot. Ztg. 1883, p. 193.

hängt bei gewissen Algen und Pilzen die Bildung der Haftorgane von der Berührung mit einem festen Körper ab.

Während in den genannten Beispielen die Reaction in einer Beschleunigung des Wachsthums oder der Productionsthätigkeit besteht, wird in anderen Fällen durch den Contactreiz eine Hemmung des Wachsthums veranlasst. Eine solche tritt nach Macaire[1]) und J. Schmitz[2]) ein, wenn der fortwachsende Rand des Hutes gewisser Basidiomyceten auf einen festen Körper trifft. Da aber das Marginalwachsthum, abgesehen von der berührten Stelle, fortschreitet, so wird ein Grashalm etc., der sich in den Weg stellt, nicht bei Seite geschoben, sondern umwallt und in den Hut eingeschlossen. Ferner wird nach Fr. Schwarz[3]) in den Wurzelhaaren durch die Berührung mit einem festen Körper eine Verlangsamung des Längenwachsthums veranlasst. Auch wird in Wurzelhaaren, Pilzfäden u. s. w. durch eine solche Berührung, wie durch verschiedene andere Eingriffe, Hand in Hand mit der Wachsthumsstörung, vielfach eine etwas abweichende Gestaltuug hervorgerufen[4]).

Aus den Untersuchungen verschiedener Forscher[5]) geht hervor, dass bei Botrytis cinerea (Peziza), Mucor stolonifer und einigen anderen Pilzen die Bildung der Haftorgane durch die Berührung mit einem festen Körper veranlasst wird. Ebenso wird durch Contact bei gewissen, also nicht bei allen Algen, die Bildung und Ausbildung der Rhizoiden[6]) oder Haftscheiben[7]) entweder hervorgerufen oder beschleunigt. Wenn aber an Luftwurzeln die Haare an der Berührungsstelle mit einer Mauer etc. entstehen, so ist hierbei nicht ein Contactreiz, sondern die Feuchtigkeit entscheidend[8]). Irrthümlicherweise habe ich[9]) früher der Contactreizung eine Bedeutung bei dem Auswachsen der Rhizoiden an den Brutknospen von Marchantia zugeschrieben. Auch lassen die von Goebel[10]) mitgetheilten Erfahrungen unentschieden, ob ein Contactreiz bei Riccia fluitans das Auswachsen der Rhizoiden veranlasst. Ferner geht aus einigen von Sachs[11]) angestellten Versuchen noch nicht hervor, dass die Bildung der Kannen von Nepenthes unter Umständen in

1) Macaire. Mém. d. l. soc. d. Génève II, P. II, p. 124. Citirt nach Treviranus, Physiolog. Bd. 2, p. 194.

2) J. Schmitz, Linnaea 1843, Bd. 14, p. 448. Der Gegenstand ist übrigens näher zu untersuchen. — Vielfach wird auch der Hut durch hervorwachsende Grashalme etc. durchbohrt. — Vgl. die, II, p. 144 ff. cit. Lit.

3) Fr. Schwarz, Unters. a. d. Botan. Inst. zu Tübingen 1883, Bd. I, p. 179.

4) Fr. Schwarz, l. c.; Reinhardt, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 23, p. 495; C. Sokolowa, Wachsthum d. Wurzelhaare u. Rhizoiden 1897.

5) De Bary, Bot. Ztg. 1886, p. 412; Wortmann, Bot. Ztg. 1881, p. 385; M. Ward, Annals of Botan. 1888, Bd. 2, p. 332; M. Büsgen, Bot. Ztg. 1893, p. 53. Vgl. auch Bd. I, p. 360.

6) O. Borge, Bot. Centralbl. 1895, Bd. 61, p. 319; G. Bitter, Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 34, p. 230; Ber. d. Bot. Ges. 1899, p. 264, 272.

7) Ueber die Haftscheiben von Plocamium vgl. Goebel, Organographie 1898, I, p. 33, 232.

8) Vgl. Bd. I, p. 138 u. die dort cit. Lit.; ferner Ewart, Annal. d. jard. botan. d. Buitenzorg 1898, Bd. 15, p. 237. — An der Haftscheibe der Ranken von Ampelopsis Veitchii werden in Folge des Contactes zahlreiche Haare producirt. Ch. Darwin, Beweg. u. Lebensweise d. kletternden Pflanzen 1876, p. 112 Anmerk.; Cohn, Bot. Ztg. 1878, p. 27.

9) Pfeffer, Unters. a. d. Botan. Inst. zu Tübingen 1885, Bd. I, p. 528.

10) Goebel, Organographie 1898, p. 231.

11) Mitgetheilt bei Goebel, Pflanzenbiol. Schilderung. 1891, II, p. 96.

einer directeren Beziehung zu einer Contactreizung steht. Nach Raciborski sollen gewisse tropische Farne nur Sporophylle bilden, wenn das Rhizom sich an einer Stütze befestigt[1]).

Ausser durch die specifische Contactreizung wird die Thätigkeit der Pflanze noch in verschiedener Weise durch mechanische Eingriffe beeinflusst. Schon desshalb weil Stoss, Druck, Zug bei genügender Intensität schliesslich tödtlich wirken, ist zu erwarten, dass, analog wie bei anderen Factoren, eine etwas schwächere Einwirkung das Wachsthum beeinträchtigt. Ferner werden offenbar, wie durch eine einmalige (II, § 36), so auch durch die wiederholte Veränderung von Zug und Druck, also durch continuirliche Beugungen, Zerrungen, Erschütterungen etc. verschiedenartige Reizwirkungen ausgelöst. Zu diesen gesellen sich unvermeidlich die Erfolge, welche dadurch herbeigeführt werden, dass Hand in Hand mit der mechanischen Einwirkung anderweitige Factoren (Zufuhr von Nahrung, Sauerstoff, Transpiration u. s. w.) modificirt werden.

In der Natur sind aber die Pflanzen normalerweise einer wechselnden Inanspruchnahme ausgesetzt. Denn die Landpflanzen werden durch den Wind, die Wasserpflanzen durch das bewegte Wasser gleichsinnig oder in veränderlicher Weise ausgebogen und gezerrt und können natürlich nur gedeihen, wenn ihre Fähigkeiten nicht über das zulässige Maass in Anspruch genommen werden[2]). So vermögen sich in dem reissenden Gebirgsbach grosse Pflanzen schon desshalb nicht zu behaupten, weil sie abgerissen werden. Dagegen kommen unter diesen Umständen die an den Steinen haftenden Algen u. s. w. fort, und Diatomeen, sowie andere kleine Organismen gedeihen selbst dann, wenn sie den gewaltigen mechanischen Wirkungen eines Wasserfalles ausgesetzt sind. Zwar wird durch die geringe Grösse die Widerstandsfähigkeit sehr gesteigert (vgl. I, p. 122), indess ist es wahrscheinlich, dass unter solchen Umständen andere Arten, obgleich sie genügend fest construirt sind, zu Grunde gehen, weil der Protoplast durch die fortdauernden Zerrungen und Erschütterungen benachtheiligt wird und endlich abstirbt. Eine solche Wirkung machen in der That eine Reihe von Versuchen mit Mikroorganismen wahrscheinlich, die allerdings zur Präcision der maassgebenden Factoren nicht ausreichen. Andererseits ist bekannt, dass eine mechanische Reizung zur Erzielung und Kräftigung gewisser Organe nöthig ist, und es ist nicht unmöglich, dass gewisse Organismen ohne eine mechanische Bewegung oder sonstige Inanspruchnahme nicht gedeihen. Es wurde ja auch schon darauf hingewiesen (I, p. 352), dass vielleicht einzelne locomotorische Organismen nicht wachsen, wenn ihnen die Ausübung der angestrebten Bewegungsthätigkeit unmöglich gemacht ist (vgl. II, § 46 über functionelle Reize).

Nach unveröffentlichten Untersuchungen, die Herr Pollock im Leipziger Institut ausführte, wirken mässige Erschütterungen, die ein Hin- und Herbiegen der in der Luft befindlichen Organe verursachen, in der zu erwartenden Weise. Zuweilen tritt zunächst eine beschleunigte Längenzunahme ein, die wenigstens theilweise durch die Ausgleichung von Spannungen (II, § 17) oder durch eine plastische Verlängerung

---

1) M. Raciborski, Flora 1900, p. 25.

2) Ueber die mechan. Wirkung d. Regens vgl. Wiesner, Bot. Centralbl. 1896, Bd. 65, p. 42 u. Annal. d. jard. botan. d. Buitenzorg 1897, Bd. 14, p. 283.

zu Stande kommen mag. Hierauf pflegt eine gewisse Verlangsamung des Wachsthums zu folgen (vgl. II, § 36), und dann wird allmählich, trotz der fortdauernden Erschütterung, die ursprüngliche Wachsthumsschnelligkeit wiederum annähernd hergestellt. Dass bei den Wasserpflanzen noch andere Momente und Erfolge hinzukommen können, ist schon II, § 36 erwähnt.

Nach Horvath[1]), B. Schmidt[2]), Meltzer[3]) bewirkt ein kräftiges Schütteln der Culturflüssigkeit eine Entwickelungshemmung und schliesslich die Tödtung von Bacterien, und zwar fand besonders Meltzer bei verschiedenen Arten eine sehr ungleiche Empfindlichkeit. Durch diese Versuche ist indess nicht genügend kritisch erwiesen, dass der Erfolg wirklich durch den mechanischen Effect, also nicht durch die Variation anderer Factoren erzielt wurde. Offenbar sind auch Plasmodien gegen Erschütterungen ziemlich empfindlich (II, Kap. XIV), während den unter einem Wasserfall lebenden Algen etc. eine hohe Resistenz zukommen muss. Die mässige Wachsthumsförderung, die bei sanfter Bewegung der Culturflüssigkeit an Bacterien (l. c.), Saccharomyces[4]), Pilzen[5]) beobachtet wurde, dürfte wohl der Hauptsache nach auf einer begünstigten Zufuhr von Nährstoffen, Sauerstoff etc. beruhen.

Die Constellationen oder, wie man auch sagen kann, die molecularen Bewegungen im Protoplasten, auf denen schliesslich alle physiologischen Reactionen beruhen, werden aber nicht nur durch mechanische Deformationen und die hierdurch bewirkten Massenbewegungen, sondern ebenso durch die molecularen Bewegungen beeinflusst und modificirt, wie sie z. B. durch die eindringenden Wärme- oder Lichtstrahlen hervorgerufen werden. So gut wie aber durch den geeigneten Ton eine Saite zum Mitschwingen und Jodstickstoff zum Explodiren gebracht wird, ist es auch denkbar, dass bestimmte Töne im Innern des Protoplasten Mitschwingungen, also moleculare Erschütterungen und dadurch physiologische Reactionen bewirken. In der That giebt Reinke[6]) an, dass die Entwickelung der Bacterien durch Schallwellen stark gehemmt wird. Denn er fand in einer Nährlösung nach 24 Stunden nur eine geringe Fortentwickelung der Bacterien, als in die Culturflüssigkeit ein vergoldetes Messingrohr tauchte, das durch Reibung dauernd in tönender Longitudinalschwingung gehalten worden war. Da sich indess gegen die Beweiskraft der Versuche Einwände erheben lassen, so müssen weitere Studien die interessante Frage klären.

Bewirkt der mechanische Eingriff eine Verletzung, so tritt die Wundreaction mit allen sich anschliessenden Consequenzen ein (II, § 38). Jedoch auch ohne

---

1) Horvath, Pflüger's Archiv 1878, Bd. 17, p. 125. Vgl. auch die Kritik dieser Arbeit bei Nägeli, Theorie d. Gährung 1878, p. 88.

2) B. Schmidt, Centralbl. f. Bacteriol. 1892, Bd. 11, p. 691.

3) Meltzer, Zeitschr. f. Biolog. 1894, Bd. 30, p. 464. — Eine Zusammenstellung bei Flügge, Mikroorganismen III. Aufl. 1896, I, p. 135.

4) E. Ch. Hansen, Meddelelser fra Carlsberg Laboratoriet 1882, Bd. I, Französ. Referat p. 94. — Ueber Beeinflussung d. Gährung durch Schütteln siehe H. Buchner u. R. Rapp, Zeitschr. f. Biolog. 1899, N. F. Bd. 19, p. 108 u. dieses Buch Bd. I, p. 566.

5) J. Ray, Rev. général. d. Botan. 1897, IX, p. 254. — Unter den mitwirkenden Factoren ist in allen solchen Experimenten auch die Eliminirung der einseitigen Schwerkraftwirkung zu beachten. Vgl. Bd. II, § 29.

6) Reinke, Pflüger's Archiv f. Physiol. 1880, Bd. 23, p. 434. — Uebrigens werden von manchen Forschern auch gewisse chemische Reactionen, so die Wirkung von Enzymen durch Uebertragung der Schwingungen, also durch Mittönen erklärt. Vgl. Bd. I, p. 560.

Verwundung wird, wie in manchen anderen Fällen, durch Stimmungswechsel, correlative Einflüsse etc. eine verwickelte Reaction erzielt. Beachtenswerth ist, dass schon die mechanische Hemmung der angestrebten Wachsthumsthätigkeit ähnliche correlative Wirkungen hervorruft wie das Abschneiden eines Organes (II, § 45). Dass unter Umständen aber, in Verbindung mit correlativen Beziehungen, schon ein sehr geringer Druck die Bildungsthätigkeit hemmen kann, dafür liefert die Callusbildung ein schönes Beispiel. Nach Tittmann[1]) wird nämlich an beiden Schnittflächen eines Sprossstückes von Populus gleich leicht Callus gebildet, dieser erscheint aber nur an der in die Luft ragenden Schnittfläche, wenn sich das andere Ende in lockerem Sand befindet. Dass dieser aber nicht durch den mechanischen Widerstand, sondern durch eine Reizwirkung die Bildungsthätigkeit hemmt, geht daraus hervor, dass der Callus in dem Sande gebildet wird, wenn man das Hervorwachsen an der anderen Schnittfläche durch einen Gipsverband unmöglich macht. In diesem Falle wirkt also der Druckunterschied als ein Reiz, der verursacht, dass die Wachsthumsthätigkeit nur nach der Seite des geringeren Widerstandes aufgenommen wird. Solche und andere Unterschiedsempfindungen spielen offenbar bei der Regulation des Getriebes und der Neubildungsthätigkeit vielfach eine hervorragende Rolle (vgl. II, Kap. VII). Durch die wirklich angestrebte Wachsthumsthätigkeit wird aber immer eine grosse Druckenergie entwickelt (II, § 35), und dieserhalb vermag z. B. der best anschliessende Gipsverband nicht die Anlage, wohl aber das Auswachsen der Seitenwurzeln zu verhindern[2]).

Offenbar wird auch durch eine verwickelte Reaction verursacht, dass, wie Noll[3]) fand, an einem gekrümmten Wurzelstück die Seitenwurzeln nur auf der Convexseite entstehen, während die schon vor der Krümmung vorhandenen Wurzelanlagen auch auf der Concavseite auswachsen. In dieser Weise reagiren nach Noll auch die Rhizoiden von Mucor und anderen Pilzen, während an gekrümmten Stengeln höherer Pflanzen eine allseitige Production von Wurzeln eintritt. Jedoch macht sich nach Vöchting[4]) an gekrümmten Stengeln vielfach ein gefördertes Auswachsen der auf der Convexseite stehenden Knospen bemerklich. Wenn nun auch thatsächlich auf der Convexseite eines gekrümmten Sprosses in Folge der vermehrten Zugspannung eine Verstärkung der Zellwandungen eintritt (II, § 36), so können doch die soeben erwähnten Reactionen nicht einfach durch die Spannungsverhältnisse veranlasst werden, wie schon das gleichsinnige Verhalten des einzelligen Mucor und einige Versuche Noll's mit Wurzeln lehren.

Da alle diese verschiedenen Reactionen durch mechanische Eingriffe verursacht werden, so kann man generell von Mechanomorphosen[5]), Mechanotropismus etc. und in Bezug auf den Auslösungsvorgang von mechanischen Reizen reden. Mit Rücksicht auf das besondere Empfindungsvermögen (auf die Reizbedingungen) wurden

1) Tittmann, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 169.
2) Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1893, p. 356.
3) Noll, Landwirth. Jahrb. 1900, Bd. 29, p. 422.
4) Vöchting, Organbildung 1878, I, p. 194; 1884, II, p. 45.
5) Herbst hat diese Bezeichnung freilich auf die durch Zug und Druck erzielten Erfolge beschränkt; vgl. Bd. I, p. 20 Anmerk.

Zugreize, Tastreize, Erschütterungsreize unterschieden (II, p. 150). Aus dem Mitgetheilten ist aber zu ersehen, dass noch anders geartete Sensibilitäten ausgebildet sind, jedoch scheint es derzeit nicht geboten, besondere Kunstausdrücke einzuführen. Die speciell durch die Berührung mit einem festen Körper, also durch Contactreizung erzielten Reactionen kann man mit Verworn[1]) als Thigmotropismus und Thigmomorphosen, mit Errera[2]) als Haptotropismus oder Haptomorphosen bezeichnen.

§ 38. Traumatische Einflüsse.

Bei einer Verwundung sind die äusseren Eingriffe nur das Mittel, um die Verletzung und damit die Bedingungen für die traumatische Reizung und Reaction herzustellen. Der Anstoss für diese liegt also in der Störung des bisherigen localen oder allgemeinen Gleichgewichtszustandes, und vermöge der Befähigung zu einem selbstregulatorischen, zweckentsprechenden Walten wird durch die hervorgerufenen Reactionen im allgemeinen eine thunlichste Beseitigung der herbeigeführten Störungen angestrebt (I, Kap. I; II, Kap. VII). Da schon die schwächste Verletzung eine gewisse Störung verursacht, so wird sie ebenfalls eine, wenn vielleicht auch unmerkliche Reaction veranlassen. Nach einer stärkeren Verwundung treten aber häufig sehr auffällige Reactionen ein, die sich oft von der Wundstelle aus ausbreiten und unter Umständen fernere Organe in Mitleidenschaft ziehen.

Die sich an der Wundstelle einstellenden Reactionen sind, wie zu erwarten, auf Schutz und Heilung des verletzten Organes und in Verbindung hiermit zum Theil auf Ersatz und Regeneration berechnet (II, Kap. VII). Diesen Aufgaben entsprechend wird an einem durchschnittenen Plasmodium einfach das fehlende Stück der Hautschicht (I, § 17), an einem durchschnittenen Faden einer Vaucheria das fehlende Stück der Zellwand ergänzt (I, § 84; II, Kap. II), während sich nach dem Zerschneiden einer Spirogyra, eines Haares u. s. w. die Querwand, die nun zur Aussenwand wird, dem entsprechend ausbildet. (Vgl. z. B. I, § 21, 38.)

In Geweben sterben die verletzten Zellen gewöhnlich ab, die physiologische Reaction tritt also in den an die Wunde grenzenden lebendigen Zellen ein, dehnt sich aber häufig auf benachbarte oder auf ferner gelegene Zellen aus. In manchen Fällen beschränkt sich die Reaction auf die Veränderung (Cuticularisirung etc.) der durch den Schnitt freigelegten Zellwände, sehr gewöhnlich wird aber ein Abschluss durch die Erzeugung einer Korkschicht erzielt, die entweder ohne eine auffällige Wachsthumsthätigkeit oder in dem zunächst producirten Callus entsteht. In dieser Callusbildung begegnen wir einer durch die Verwundung angeregten Wachsthumsthätigkeit, die oft sehr weitgehend, z. B. bis zur Ausfüllung von Wunden, bis zur Regeneration der entfernten Theile fortschreitet und die nicht selten ein Gewebe liefert, aus dem Wurzeln, Knospen etc. erzeugt

---

1) Verworn, Psycho-Physiolog. Protistenstudien 1889, p. 90.

2) Errera, Bot. Ztg. 1884, p. 584 Anmerk. — Sachs (Flora 1893, p. 9 Anmerk.) hat Piesotropismus vorgeschlagen. Loeb (Heliotropismus d. Thiere 1889, p. 28) nennt speciell die bestimmte Richtung gegen das Substrat Stereotropismus.

werden[1]. Alle diese Wachsthums- und Bildungsprocesse sind zugleich ein Zeugniss für die Modification der Stoffwechselthätigkeit, die sich auch durch die erhebliche Steigerung der Athmung (I, § 104) und der Wärmeproduction (II, Kap. XVI) kundgiebt. Diese und andere Reactionen treten aber auch in Zellen und Geweben ein, in denen vermöge ihrer Eigenschaften oder in Folge der mechanischen Hemmung kein Wachsthum stattfindet. Ferner kann man unter diesen Umständen u. a. die Beschleunigung oder die Veränderung der Bewegungen im Protoplasten (II, Kap. XV; über Amitose vgl. II, p. 48), die Bildung von Wundgummi (I, § 84) etc. constatiren.

Auch die Veränderung der Stoffwechselthätigkeit bleibt nicht auf die Wundstelle beschränkt. Vielmehr breiten sich die Steigerung der Athmung und der Protoplasmaströmung nicht selten erheblich aus, obgleich eine Wachsthumsreaction gar nicht oder nur an der Wundstelle eintritt. Werden aber durch Entfernen von Organen, durch Unterbrechung der Leitbahnen u. s. w. Störungen der Functionen und der wechselseitigen Beziehungen herbeigeführt, dann pflegen Wachsthumsreactionen auch fern von der Wunde einzutreten. So muss das Abschneiden der nahrungbereitenden Blätter unvermeidlich das Wachsthum der Wurzeln beeinträchtigen, und es ist bekannt, dass durch die Beseitigung von Organen in der Nähe und in der Ferne Reactionen veranlasst werden, die auf den Ersatz des Fehlenden abzielen (II, Kap. VII). Naturgemäss muss man bestrebt sein, die durch den Mangel eines Organes hervorgerufenen, überhaupt die secundären Erfolge von der eigentlichen Wundreaction zu trennen, wenn es auch in der Natur der Sache liegt, dass eine sichere Abgrenzung nicht immer möglich ist.

In allen Fällen handelt es sich um physiologische und regulatorisch wirksame Reactionen, die auch unter den natürlichen Vegetationsbedingungen vielfach durch Verletzungen, bis zu einem gewissen Grade auch durch das natürliche Ausschalten und Absterben von Zellen und Organen erweckt werden. Wie immer sind aber auch die Reactionen auf künstliche Eingriffe ein wichtiges Mittel, um Einblicke in die potentielle Befähigung und in die regulatorische Verkettung und Wechselwirkung der Organe (und Zellen) in der intacten Pflanze zu gewinnen. In diesem Sinne werden die traumatischen Reactionen in Kap. VII eine ausgedehnte Verwendung finden. Indess ist es nicht unsere Aufgabe, die mannigfachen traumatischen Erfolge ihrer selbst halber zu behandeln, vielmehr muss in dieser Hinsicht auf die Lehrbücher der Pflanzenkrankheiten und auf die schon citirte Literatur verwiesen werden.

Da die traumatischen Reactionen durch die Störungen in dem Complex der bisher wirksamen Factoren veranlasst werden (vgl. II, Kap. VII), so lassen sich nur bei Berücksichtigung dieses Complexes diejenigen Factoren präcisiren, deren Verschiebung die Modification der Thätigkeit verursachte. Zu diesen Factoren gehören auch alle die Verhältnisse (Stoffaustausch, Transpiration etc.), die durch die peripherische Lage bedingt sind. Wie hierdurch

1) Vgl. Frank, Krankheiten d. Pflanze II. Aufl., 1892, Bd. I, p. 31; Sorauer, Pflanzenkrankheiten 1886, II. Aufl., Bd. I, p. 533; Rechinger, Verh. d. zool. Bot. Ges. 1893, p. 310; Mäule, Biblioth. botan. 1895, Heft 33; Peters, Zur Kenntniss d. Wundholzbildung 1897; J. Massart, La cicatrisation chez les végétaux 1898; E. Küster, Flora 1899, p. 142. — Weitere Lit. ist an diesen Stellen citirt.

normalerweise die besondere Gestaltung der Oberhaut etc. veranlasst wird, so darf man z. B. auch die Ausbildung der Cuticula an den durch die Verwundung freigelegten Zellen auf diese Factoren schieben.

Ferner werden durch die Modification der Gewebespannung bei dem Zerschneiden Reizwirkungen ausgeübt (II, §§ 36, 37) und mechanische Hemmungen aufgehoben. Sofern letztere die Ausführung des angestrebten Wachsthums unmöglich machten, wird nach der Beseitigung des Widerstandes von neuem die Wachsthumsthätigkeit aufgenommen, wie das u. a. nach dem Isoliren des Markes aus ausgewachsenen, jugendlichen Stengeln der Fall ist (II, p. 73). Es ist auch verständlich, dass das Cambium, das nach Vollendung des Längenwachsthums eines Stengels nur Dickenwachsthum vermitteln konnte, an der Querschnittsfläche des Stengels Freiheit gewinnt und zur Bildung des Callus hervorwächst[1]). Jedoch kommen hierbei auch besondere Reizwirkungen in Betracht. Denn thatsächlich werden vielfach durch die Verwundung einzelne Zellen oder Gewebe zum Wachsthum angeregt, die in der intacten Pflanze ruhten, obgleich ihnen kein mechanisches Hinderniss entgegenstand (II, Kap. VII. Vgl. auch die II, p. 154 besprochene Unterschiedsempfindung). Das gilt auch in Bezug auf die Thyllen, die erst erscheinen, nachdem das Holz ein gewisses Alter erreicht hat, oder wenn durch Verletzung ein Bildungsreiz ausgeübt ist[2]), obgleich das Lumen der Trachee längst als freier Raum zur Verfügung stand.

So wie wir nicht die näheren Ursachen anzugeben vermögen, die es bedingen, dass ein Organ normalerweise sich bestimmt gestaltet und dass eine specifische Gewebedifferencirung hergestellt wird, ebenso wissen wir auch nicht, warum im näheren eine Verletzung die formative Thätigkeit in andere Bahnen lenkt und z. B. im Callus, im Wundholz eine bestimmte Differencirung verursacht. Nur soviel ist gewiss, dass es immer, unter normalen und abnormalen Verhältnissen, auf das bestimmt geregelte Zusammengreifen verschiedener Factoren ankommt und dass desshalb bei der Verwundung durch die Unterbrechung des bisherigen Zusammenhanges u. s. w. eine Verschiebung der Bedingungen und der Reactionen eintreten muss. In diesem Sinne tritt uns auch eine verwickelte Reaction in der Korkbildung entgegen, die zum Theil durch eine Verletzung angeregt wird. Denn dass nicht schlechthin die Herstellung einer freien Oberfläche die Korkbildung veranlasst, lehren schon die korkfreien Blätter, die an Intercellularräume stossenden reactionsfähigen Gewebe u. s. w. Auch ist es bekannt, dass z. B. ein Korkabschluss gegen einen eingestochenen Holzstab, aber nicht gegen die Saugwurzeln eines eindringenden Parasiten entsteht (Massart, l. c. p. 29), dass ferner die Pflanze vielfach auch in Binnengeweben Korkschichten erzeugt. Damit ist natürlich völlig vereinbar, dass die normale oder trauma-

---

1) Ueber Callusbildung vgl. die in der Anmerk. 1 citirte Literatur.

2) Vgl. Frank, l. c. p. 35; Mäule, l. c.; Massart, l. c. p. 43; Warburg, Ber. d. Bot. Ges. 1893, p. 427; Bd. II, p. 51. — Es sei hier auch erinnert an das Hineinwachsen von Zellen in andere Zellen, wie es bei manchen Algen, bei dem Durchwachsen des Zoosporangiums von Saprolegnia, bei der Bildung von Ersatzrhizoiden aus inneren Gewebezellen der Marchantiaceen zu Stande kommt. Vgl. Kny, Die Verwachsungen an d. Wurzelhaaren d. Marchantiaceen, Sep. a. Sitzungsb. d. Botan. Vereins d. Prov. Brandenburg 1879, Bd. 31, H. Dixon, Notes from the Botanic. School of Trinity College Dublin 1901, p. 141 u. die an dieser Stelle cit. Lit. Nordhausen, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 372.

tische Korkbildung unter Umständen durch die Transpiration[1]) oder durch ein anderes Agens veranlasst oder begünstigt wird.

Aus dem Gesagten und aus den noch mitzutheilenden Thatsachen (II, Kap. VII) ergiebt sich, dass in den verschiedenartigen traumatischen Reactionen, abgesehen von den besonderen formativen Erfolgen, ebensowohl Verzögerung als Beschleunigung der Wachsthumsthätigkeit beobachtet wird[2]. Als ein Beispiel sei erwähnt, dass das Streckungswachsthum der decapitirten Keimwurzeln[3] nur mässig verlangsamt wird, während in dem Cotyledon von Avena sativa nach dem Abschneiden der Spitze eine erhebliche, aber nur transitorische Retardirung des Wachsthums eintritt[4]. Nach Townsend[5] bewirkt eine Verletzung der Keimwurzel nach einiger Zeit eine Wachsthumshemmung in dem Spross der Keimpflanze, auf die weiterhin eine transitorische Beschleunigung zu folgen pflegt. Hierdurch wird erreicht, dass an der weiter entwickelten Pflanze kein wesentlicher Grössenunterschied zwischen den intacten und den einst mässig verletzten Pflanzen zu finden ist[6]. Begreiflicherweise wird bei dem einzelligen Phycomyces nitens durch das Durchschneiden von Mycelfäden in dem Sporangiumträger eine erhebliche Retardirung des Wachsthums verursacht, die aber ebenfalls bald überwunden wird (Townsend, l. c. p. 527).

Kapitel VII.

Die inneren Ursachen der specifischen Gestaltung.

§ 39. Allgemeine Orientirung.

Eine jede physiologische Leistung ist ein Erfolg, der durch die Eigenthätigkeit im Organismus erzielt wird. Somit ist das causale Verständniss der formativen Wachsthumsleistungen an die Aufhellung des Innengetriebes gekettet, denn mit der besten Kenntniss der Aussenbedingungen werden nur die äusseren Factoren gekennzeichnet, durch welche die ausführende Innenthätigkeit ermöglicht, und bis zu einem gewissen Grade modificirt wird. Es kann aber nicht zweifelhaft sein, dass sich der besondere Verlauf der Ontogenese des Ganzen und der

1) Kny, Bericht. d. Bot. Gesellsch. 1889, p. 154.

2) Ueber Traumatropismus vgl. II, Kap. XIII. — Bei der Gallenbildung handelt es sich nicht um einen einfachen traumatischen Reiz (II, § 48).

3) Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 246.

4) Rothert, Cohn's Beitr. z. Biolog. 1896, Bd. 7, p. 202. Nach M. Scholtz (ibid. 1893, Bd. 6, p. 331) wird das Wachsthum der Blüthenstiele von Cobaea scandens durch das Abschneiden der Blüthenknospe sistirt.

5) C. O. Townsend, Annals of Botan. 1897, Bd. 11, p. 509.

6) Kny, Annals of Botan. 1894, Bd. 8, p. 265.

einzelnen Organe als nothwendige Folge aus der specifischen Organisation, d. h. aus der specifischen Structur und der damit in wechselseitiger Verkettung stehenden Thätigkeit (Function) ergiebt. Nur fehlt uns eine genügende Einsicht in diese Verhältnisse, um, wie es bei einer wohlbekannten Maschinerie möglich ist, die Leistungen aus dem Bau und dem regulatorisch gelenkten Wechsel der Constellationen voraussagen zu können. Wie unzureichend in dieser Hinsicht unsere Kenntnisse sind, das erhellt sofort daraus, dass uns der Verlauf der Ontogenese nur durch die Erfahrung bekannt ist, dass wir aber einer Keimzelle unbekannter Abstammung nicht ansehen können, in welcher Weise sie sich entwickeln wird und wie im näheren die aus ihr hervorgehende Pflanze ausfallen muss. Bei einer solchen Sachlage kann, wie überall, wo es sich um das vitale Getriebe handelt, unser Streben nur darauf gerichtet sein, so weit als thunlich eine Einsicht in die maassgebenden und mitwirkenden Factoren (Constellationen) und ihre wechselseitigen Beziehungen und Verkettungen zu gewinnen. Weil wir aber unvermeidlich auf speculatives Gebiet gerathen, wenn wir, dem naturgemässen Drange folgend, nach einem tieferen Verständniss des unbekannten Waltens streben, ist es für die exacte Wissenschaft um so mehr geboten, sich stets der realen Fundamente sowie der Grenzen und des Rahmens bewusst zu sein, in denen sich das verschleierte Bild jedenfalls bewegen muss[1].

In solchem Sinne wurde früher (I, Kap. I, besonders § 4) ein orientirender Ausblick gegeben, und ich muss hier die Bekanntschaft mit diesen allgemeinen Betrachtungen voraussetzen (vgl. II, § 1, 20, 21), durch die auch die in diesem Kapitel näher zu behandelnden Probleme gekennzeichnet werden. Immerhin dürfte es geboten sein, an dieser Stelle nochmals einige der maassgebenden Gesichtspuncte und Beziehungen hervorzuheben, wenn auch dabei gewisse Wiederholungen nicht zu vermeiden sind.

Durch die Thatsache, dass aus der Keimzelle einer Bohne sich immer wieder eine Bohne, aus der Keimzelle eines Pilzes sich immer wieder dieselbe Pilzart entwickelt, wird unzweideutig erwiesen, dass der bestimmte Entwickelungsgang durch die erblich überkommene Organisation bedingt ist und regulirt wird. Der specifische Verlauf der Ontogenese lehrt zugleich, dass durch die Realisirung und die Fortdauer der Thätigkeit in selbstregulatorischer Weise für die Verschiebung der inneren Constellationen und damit für die Schaffung von Bedingungen gesorgt wird, durch welche das Wachsthum und die formative Thätigkeit in andere Bahnen gelenkt werden. Das wird z. B. dadurch illustrirt, dass sich eine Zelle nach Erreichung einer gewissen Grösse theilt (II, § 11), dass sich dann bei einem Asomatophyten die Tochterzellen gleich verhalten und denselben Rhythmus wiederholen, dass aber zur Erzielung eines Somatophyten (II, § 2) die ursprünglich äquipotentiellen Zellen in verschiedener Weise determinirt und

1) Sehr zu empfehlen ist die Lectüre der allgemeinen Betrachtungen über Causalität der Entwickelung und Gestaltung bei Lotze, Artikel Lebenskraft in Wagner's Handwörterbuch der Physiologie 1842, Bd. 1 und H. Spencer, Principien d. Biologie, deutsch von Vetter 1876. — In diesen Schriften sind in ausgezeichneter Weise die allgemeinen Fundamente entwickelt, auf denen auch alle späteren rationellen Erörterungen über diese Probleme fussen. Denn am Wesen der Sache wird nichts durch die Einkleidung in ein modernes Gewand geändert, das sogar sehr oft nur die gerade herrschenden und mit der Zeit veränderlichen Theorien widerspiegelt.

fortgebildet werden. Mit der Einleitung einer solchen Differencirung werden zugleich die bisherigen Wechselwirkungen modificirt und somit veränderte Verhältnisse geschaffen, die im Verband mit der Gesammtheit der äusseren und inneren Bedingungen wiederum den Ausgangspunct für bestimmt gerichtete und local verschiedene Verschiebungen und Regulationen abgeben. Durch die Continuität dieses Waltens wird es ermöglicht, dass die Differencirung und die functionelle Arbeitstheilung in geregelter Weise fortschreiten, dass z. B. die Gliederung in Spross und Wurzel erreicht wird, dass dann an der letzteren Seitenwurzeln, an dem Sprosse Blätter und Achselsprosse angelegt und fortgebildet werden.

Da aber das Urmeristem in dem Vegetationspunct des Sprosses und der Wurzel nachweislich gleich befähigt ist (II, § 40), so lehrt die verschiedene Ausbildung und Productionsthätigkeit der beiden Organe, dass die äquipotentiellen embryonalen Zellen unter dem dirigirenden Einfluss des Bestehenden auf das Werdende, also je nach den obwaltenden inneren Bedingungen, so wie es ja sein muss, zu verschiedenen Zielen und Zwecken ausgebildet und nutzbar gemacht werden. Ueberhaupt darf in dem Organismus nicht jedes Glied (Organ, Zelle) mit unbeschränkter Autonomie schalten und walten. Vielmehr muss, wie es auch zutrifft, zur Erzielung des harmonischen Zusammenwirkens dafür gesorgt sein, dass durch die Thätigkeit und Wechselwirkungen die Inanspruchnahme und die Ausbildung oder die Lahmlegung und Unterdrückung bestimmter potentieller Befähigungen veranlasst wird.

Zu diesen allgemeinen Schlussfolgerungen sind wir berechtigt, ohne dass uns eine nähere Einsicht in die sicher oft sehr verwickelten Wechselwirkungen zur Verfügung steht. Uebrigens veranlasst auch schon die Variation der Aussenbedingungen vielfach auffällige formative Reactionen (II, Kap. VI). In dem Organismus liegen aber die Verhältnisse complicirt, weil es sich um lebendige und reactionsfähige Theile handelt, in denen mit der Fortbildung, in Folge von Gegenreactionen u. s. w. die beiderseitigen Eigenschaften und Thätigkeiten je nach den obwaltenden Bedingungen in verschiedener Weise modificirt werden. Analoge Beziehungen gelten auch für das symbiotische Zusammenwirken, durch das bekanntlich auffallende formative Erfolge (Flechten, Gallen etc.) zu Stande kommen (II, § 48—50). Solche Wirkungen üben ferner Organismen auf einander aus, die locker (disjunct) neben einander und mit einander leben, und es wurde bereits früher (I, p. 515) darauf hingewiesen, dass auch unter diesen Umständen verwickelte Reactionen und Gegenreactionen in Betracht kommen, dass es also immer von einer Summe von Factoren abhängt, ob als Resultat eine gegenseitige Förderung oder eine Benachtheiligung eines der Concurrenten herauskommt.

Aufbau und Thätigkeit sind natürlich bei einem Organismus, ebenso wie bei einem Mechanismus, von der Aussenwelt abhängig und in beiden Fällen muss die Thätigkeit in etwas oder auch weitgehend modificirt werden, wenn durch die Veränderung einer oder einiger Aussenbedingungen einer oder einige der inneren Factoren in irgend einer Weise (direct oder indirect) eine Verschiebung erfahren. Bei Constanz der neuen Aussenbedingungen ist aber die modificirte und wie immer selbstregulatorisch gelenkte Thätigkeit wiederum das nothwendige Resultat aus den nun bestehenden inneren Constellationen. Somit werden der Verlauf

und der Ausfall der Thätigkeit immer durch die Eigenschaften des Organismus und Mechanismus bestimmt, oder wie man in Bezug auf die Lebewesen und die Organe dieser auch sagen kann, durch die erblich überkommenen, die inhärenten Eigenschaften, oder was dasselbe sagt, durch die specifische Organisation, durch den specifischen Aufbau und die hiermit wechselseitig verknüpfte functionelle Thätigkeit. Sofern also die Aussenbedingungen constant bleiben, ist der bestimmte Verlauf der Ontogenese (und jeder anderen Thätigkeit) durch das selbstregulatorische innere Walten und Verstellen bedingt, und zur Kennzeichnung, dass dem so ist, dass also eine Veränderung in den Aussenbedingungen nicht modificirend eingreift, kann man unbedenklich, wie es üblich ist, von autonomen Schaffen und Walten und, in Bezug auf die Leistungen, von Eigengestaltung, Automorphose, Selbstdifferencirung, unabhängiger Differencirung, Autoplasie, ferner von Autotropismus, Autonastie u. s. w. (II, § 21) reden, obgleich es eine von der Aussenwelt (von äusseren Factoren) unabhängige Thätigkeit niemals giebt. Mit Aitiomorphose, Heteromorphose (II, p. 82), abhängiger Differencirung (dgl. Aitiotropismus, Aitionastie etc.) soll also nur gesagt sein, dass durch eine Veränderung in den Aussenbedingungen eine Reaction, eine veränderte Thätigkeit des Ganzen oder eines Organes verursacht wurde. Durch Photomorphose, Chemomorphose, Photonastie, Heliotropismus etc. wird zugleich der äussere Factor bezeichnet, welcher die Reaction veranlasste (II, § 21). Sofern man die Aussenbedingungen constant zu erhalten vermag, ist es auch möglich festzustellen, ob im obigen Sinne ein autonomer oder ein aitionomer Vorgang vorliegt.

Jedoch ist zur richtigen Beurtheilung der Sachlage wohl zu beachten, dass durch das selbstregulatorische (autonome) Walten des Organismus die Eigenschaften des Ganzen oder einzelner Organe des Organismus und damit die Wechselwirkungen mit den constant bleibenden äusseren Factoren in mannigfacher Weise modificirt werden. Ich erinnere daran, dass z. B. das Licht erst für die normale Ausbildung der im Dunkeln angelegten Laubblätter und ebenso für deren assimilatorische Function nöthig ist, die wiederum auf das ganze Innengetriebe zurückwirkt; dass mit dem Auftreten oder dem Wechsel von geotropischen etc. Sensibilitäten bestimmte Richtungsbewegungen zu Stande kommen (II, Kap. XIII), dass mit der Ausbildung dorsiventraler, oder irgendwie local verschiedener Eigenschaften (Sensibilitäten) die Bedingungen für aitionome Reactionen (auch bei diffuser Aussenwirkung) geschaffen werden (II, § 21). Ueberhaupt hängt die physiologische Bedeutung der äusseren Factoren stets von dem jeweiligen Zustand des Organismus ab, der u. a. durch seine Thätigkeit den Gewinn von Nahrung u. s. w. regulirt und durch die Veränderung seines Reactionsvermögens erreicht, dass äussere Factoren, ohne Veränderung der Aussenbedingungen, zu solchen Reizwirkungen nutzbar gemacht werden, die bei Constanz des Organismus nur durch die Variation der Aussenbedingungen erzielt werden können.

Mag es sich nun um innere oder um äussere Factoren handeln, stets wird der Reactionserfolg zunächst bedingt durch die Eigenschaften der Zelle (oder des Organs etc.) und die Beeinflussung dieser. Während aber ein äusserer Factor beliebig modificirt und desshalb sein Effect leichter controlirt werden kann, ist die Präcision der inneren Factoren gewöhnlich mit Schwierigkeiten verknüpft und oft unmöglich. Denn selbst dann, wenn es sich um greifbare

Factoren handelt, kann man der Reaction nicht ansehen, ob sie durch die Variation eines oder einiger Factoren bedingt ist und in wie weit eine Veränderung der Eigenschaften in der reagirenden Zelle eine Rolle spielt. Gelingt es aber, als innere Reizursache einen mechanischen Zug, ein bestimmtes Product des Stoffwechsels etc. zu erkennen, so ist damit die physiologische Einsicht auf demselben Puncte angelangt, wie bei der Feststellung eines äusseren Anstosses. Denn so gut wie es für die Zelle einerlei ist, ob der ihr zugeführte Zucker aus einer chlorophyllführenden Zelle derselben Pflanze oder aus der Aussenwelt stammt (I, § 50), wird durch jeden Reizanstoss, mag er von aussen oder von innen kommen, durch die Perception und die sich anschliessenden Vorgänge eine Innenthätigkeit des Organismus veranlasst, die je nach der Gesammtverkettung und den obwaltenden Verhältnissen localisirt bleibt oder fernliegende Organe in merklicher Weise in Mitleidenschaft zieht.

Somit sind für diese internen Vorgänge dieselben Gesichtspuncte maassgebend wie für die äusseren Factoren, wie das in Bezug auf die Reizvorgänge bereits II, p. 86 hervorgehoben wurde. Nur ist zu beachten, dass sich im Inneren des lebendigen Organismus die wechselseitigen Beeinflussungen viel mannigfaltiger und complicirter gestalten und gestalten können. Insbesondere ist zu bedenken, dass sich mit der Entwickelung u. s. w. die Eigenschaften jeder einzelnen Zelle und somit die wechselseitigen Beeinflussungen in specifisch verschiedener Weise ändern, dass ferner die einzelne Zelle in verschiedenen Richtungen und an einzelnen Puncten differenten Wirkungen ausgesetzt ist und dass demgemäss nicht abzusehen ist, in wie weit aus diesen Differenzen, analog wie bei einseitigen Reizwirkungen, besondere directive Erfolge erzielt werden.

Wenn uns auch das in allgemeinen Umrissen geschilderte Wesen des Problems klar ist, so ist es doch der empirischsn Forschung bis dahin nur gelungen, gewisse Wechselbeziehungen und einzelne der mitbetheiligten Factoren näher zu präcisiren und das fernere Streben kann sachgemäss nur darauf gerichtet sein, die obwaltenden Verhältnisse mehr und mehr in die maassgebenden Factoren zu zergliedern (I, § 4). Zuächst wird in jedem einzelnen Falle (für eine isolirte embryonale Zelle, für ein Organ u. s. w.) zu entscheiden sein, ob in dem besagten Sinne eine autonome oder aitionome Ontogenese vorliegt, und in wie weit und in welcher Weise äussere oder innere Factoren determinirend und dirigirend wirksam sind. Es ist natürlich schon ein Fortschritt, wenn es gelingt, einen formativen Erfolg auf eine functionelle Wechselwirkung (functionelle Reizung), also auf einen complexen und desshalb weiter zu zergliedernden Factor zurückzuführen. Auch wenn wir unser Augenmerk nur auf die dirigirenden Factoren richten, also die noch nicht aufgeklärte Wachsthumsmechanik (II, Kap. II), sowie die specifischen Eigenschaften des Protoplasten als gegeben hinnehmen, operiren wir mit einer sehr verwickelten und veränderlichen Grösse, nämlich mit einem ganzen Organismus, dessen Eigenschaften und Leistungen hinwiederum durch den Aufbau und das regulatorisch gelenkte Zusammenwirken seiner Organe und Bausteine bestimmt wird (I, § 7).

Um nun unsere realen Kenntnisse durch Beispiele zu erläutern, soll in Abschnitt I zunächst auf die specifische Determination von Zellen und Organen eingegangen werden. Die hierbei in Betracht kommenden Wechselwirkungen und äusseren Einflüsse werden dann in Abschnitt II weiter durch die Erfahrungen über den Einfluss von Verletzungen u. s. w. auf die correlativen Wirkungen illustrirt,

durch die auch die regenerative und reproductive Thätigkeit gelenkt wird. Für das Verständniss dieser Vorgänge sind ferner die formativen Erfolge durch die symbiotischen Wechselwirkungen von Bedeutung, die in Abschnitt III kurz behandelt werden. In Abschnitt IV soll dann noch ein allgemeiner Ausblick auf die dirigirenden Factoren und ein kurzer Hinweis auf theoretische Vorstellungen gegeben werden. Für uns ist es aber nicht geboten, näher auf diese Theorien, auf die damit verknüpfte Nomenclatur und auf die verschiedenen Controversen (O. Hertwig, Roux, Driesch u. s. w.) einzugehen, die wenigstens zum guten Theil darauf beruhen, dass die Autoren von bestimmten theoretischen Voraussetzungen ausgehen.

Abschnitt I.

Die formative Determinirung der Zellen und der Organe.

§ 40. Allgemeines.

Durch die allgemeinen Kenntnisse und Grundzüge (II, § 39) ist der Weg vorgezeichnet, den die Forschung consequenterweise immer, und also auch dann zu beachten und zu verfolgen hat, wenn sie bestrebt ist, die formative Thätigkeit auf die näheren Factoren zurückzuführen. Als nächste Factoren, durch deren Zusammenwirken die Ontogenese ermöglicht und regulirt wird, kommen aber stets in Betracht 1) die jeweiligen specifischen Eigenschaften der Zelle, und 2) die formalen und dirigirenden Einflüsse (Bedingungen, Factoren), die von der Umgebung ausgeübt werden. Je nachdem diese Beeinflussungen von anderen Zellen (oder Organen) desselben Organismus oder von der Aussenwelt ausgehen, unterscheiden wir innere (interne, correlative, mutualistische) und äussere (externe) Einflüsse (Bedingungen, Reize)[1]. Bei dem einzelligen Organismus (oder Entwickelungsstadium) liegen die Verhältnisse nur insofern einfacher, als wir es nicht mit correlativen Einflüssen zu thun haben, so lange wir nur bis auf die Zelle zurückgehen, diese also nicht weiter in die maassgebenden Factoren zergliedern. Thatsächlich wird aber auch in diesem Falle der Entwickelungsgang durch die in der Umgebung gebotenen Bedingungen und durch die selbstregulatorische Veränderung der Eigenschaften der Zelle dirigirt und das auch dann, wenn alle Descendenten den embryonalen Zustand bewahren und denselben Rhythmus wiederholen (Asomatophyten). Dagegen liegt das Wesen der Asomatophyten gerade darin, dass die Zellen gleicher Abstammung zur Erreichung verschiedener

---

1) Wir bezeichnen (I, p. 22 Anmerk.) als Correlationen alle internen Wechselwirkungen, die man ebensogut mutualistische Beeinflussungen nennen kann, wenn auch derzeit unter Mutualismus gewöhnlich die wechselseitigen Beeinflussungen verschiedenartiger Organismen verstanden wird. Im näheren wird es sich natürlich immer darum handeln, ob man eine Wechselwirkung zwischen Organen (Organreize), zwischen Zellen (Zellenreize, celluläre Beeinflussung) oder zwischen den Theilen des Protoplasten (intracellulare Reize etc.) im Auge hat. Vgl. über verschiedene Rubricirungen II, p. 84.

Ziele und Zwecke in verschiedener Weise determinirt, fortgebildet und ausgebildet werden (II, § 2). Mit dem Fortschreiten der Arbeitstheilung gesellen sich zu den Einflüssen, die zwei Zellen auf einander ausüben, auch diejenigen Einflüsse, die von Zellcomplexen und Organen (Systemen) ausgehen, deren Ontogenese und Thätigkeit aber immer aus dem Zusammenwirken der einzelnen Zellen resultiren, so dass auch bei den höchst gegliederten Pflanzen das Problem immer auf die Ontogenese der einzelnen Zellen führt, die stets durch die (veränderlichen) Eigenschaften der Zelle und die dirigirenden Bedingungen fest bestimmt ist.

Je umfassender wir aber durch die Modification einer einzelnen oder der Gesammtheit der Bedingungen das Reactionsvermögen, d. h. die Eigenschaften und Fähigkeiten der einzelnen Zellen (und der Organe) kennen lernen, um so besser und vollkommener vermögen wir zu beurtheilen, in wie weit und durch welche Umstände eine bestimmt gerichtete Entwickelung durch die Einschränkung und die einseitige Ausnutzung der potentiellen Fähigkeiten erzielt wird und in welcher Weise hierbei die Eigenschaftsänderung der Zellen und die Variation der dirigirenden Einflüsse betheiligt sind. Das genaue und richtig geleitete Studium der Reactionen auf äussere Einflüsse ist also ein ungemein wichtiges und unentbehrliches Hilfsmittel für die Erforschung der inneren Factoren (Eigenschaften und Wechselwirkungen der Zellen). Wir bauen auch schon auf dieses Reactionsvermögen, wenn wir auf Grund des ungleichen Verhaltens unter denselben Aussenbedingungen auf eine Verschiedenheit, auf Grund des gleichartigen Verhaltens unter denselben Aussenbedingungen auf Identität der maassgebenden inneren Factoren schliessen.

Die Erfahrung hat gelehrt, dass in Bezug auf die Eigenschaften, Fähigkeiten und Bedürfnisse, also auch in Bezug auf die Art und den Umfang des Reactionsvermögens sehr weitgehende Verschiedenheiten bestehen (vgl. II, Kap. VI). So ist u. a. bekannt, dass in einzelnen Pflanzen die Wachsthumsthätigkeit erst durch besondere Reizwirkungen angeregt wird, dass die Gestaltungen unter ungleichen Aussenbedingungen sehr verschiedenartig ausfallen, dass in manchen Fällen die Gesammtheit der in der Natur auftretenden Entwickelungsstadien nur bei einem geeigneten Wechsel der Aussenbedingungen zu Stande kommt, dass es zum Theil bestimmter Aussenreize bedarf, um die Formation von Sporangien, Blüthen etc. anzuregen, dass durch localisirte und einseitige Reize die Bildung von Organen an Orten hervorgerufen wird, an denen dieselben normalerweise nicht auftreten.

Es musste auch empirisch ermittelt werden, dass eine Keimzelle (eine Organanlage u. s. w.) unter constanten und homogenen (allseitig gleichen, diffusen) Aussenbedingungen den normalen Entwickelungsgang einschlägt, dass also zur Erzielung dieses eine einseitige (orientirende) Reizwirkung nicht nothwendig ist. In diesem Sinne ist die specifische Ontogenese eines Bacteriums, der Zelle einer Spirogyra, der isolirten kernhaltigen Protoplasmamasse einer Vaucheria (II, § 47), der Eizelle einer höheren Pflanze eine Automorphose (II, § 39), und demgemäss wird es durch den inneren Bau des Protoplasten und der Zelle fest bestimmt, dass sich Vaucheria, Spirogyra zu einem Faden, die Eizelle eines Farrenkrautes, einer Blüthenpflanze aber zu einem Gewebecomplex entwickeln, in dem ferner eine specifische Determination und Ausbildung der Zellen eintritt. Wenn man nun auch ein solches Verhalten als Regel betrachten kann, so sind doch einige Fälle bekannt,

in denen in der physiologisch radiären (isotropen, II, p. 83) Keimzelle die Richtung der Hauptachse durch einen orientirenden Aussenreiz inducirt wird und es ist wahrscheinlich, dass es sogar Organismen giebt, die sich ohne einen solchen Orientirungsreiz nicht oder doch nicht normal entwickeln (vgl. II, § 43, 44).

Treten fernerhin Seitensprossungen auf, so sind natürlich die Hauptachse, sowie Spitze und Basis mit Bezug auf den Tragspross orientirt und bestimmt. Vielfach wird durch die inneren Bedingungen auch eine (anatomische und morphologische) dorsiventrale Ausbildung veranlasst, die indess in anderen Fällen durch äussere Ursachen (zum Theil in sehr weitgehender Weise) determinirt wird (Näheres II, § 43, 44).

Hat sich Differencirung und Arbeitstheilung eingestellt, so muss auch entschieden werden, ob die nunmehr räumlich getrennten embryonalen Zellen (Urmeristem, Cambium), die durch ihre fortdauernde Thätigkeit in so auffälliger Weise das Fortwachsen und Fortbilden von Spross, Wurzel etc. vermitteln, einseitig oder allseitig befähigt, specifisch verschieden oder äquipotentiell sind. Da diese embryonalen Zellen in der Regel thatsächlich gleichwerthig, also nicht in bestimmter Weise prädestinirt sind, so ist klar, dass ihre verschiedene Ausgestaltung und Verwendung durch die determinirenden Einflüsse bewirkt wird. Demgemäss wird zwar unter normalen Verhältnissen die äusserste Zellschicht des Urmeristems unvermeidlich zur Epidermis, zu deren Bildung indess auch die inneren Zellen befähigt sind, wenn sie durch das Entfernen der äusseren Zellen in die peripherische Lage gebracht werden (II, § 47). Andererseits kann man durch operative Eingriffe, also durch Veränderung der determinirenden Bedingungen, veranlassen, dass die inneren Zellen, die in der intacten Pflanze sich vermöge ihrer Lage zu Leitbündel-, Mark- oder Rindenzellen umgestaltet haben würden, nunmehr Wundgewebe und in diesem Korkzellen oder andere Elementarorgane liefern (II, § 38). Durch die Lage der Meristemzelle, durch den Einfluss des schon Differencirten und in Differencirung Begriffenen, überhaupt durch die Gesammtheit der determinirenden Bedingungen wird also bewirkt, dass die an sich äquipotentiellen Urmeristemzellen verschiedene Ausbildung erfahren, dass sie z. B. an der Sprossspitze so ausgestaltet werden, wie es zur Fortbildung (Gewebebildung) dieser, zur Production von Blättern etc. nothwendig ist, während sie an der Wurzelspitze zur specifischen Fortbildung und Ausgestaltung der Wurzel dienen.

Ist es auch bis dahin nicht gelungen, aus einer künstlich isolirten Urmeristemzelle eine höhere Pflanze zu erziehen (vgl. II, § 47), so ist die besagte Aequipotenz doch durch eine Reihe von Erfahrungen sichergestellt. Die gleiche Befähigung der Urmeristemzellen in Bezug auf die Gewebebildung ergiebt sich aus dem schon Gesagten. Da ferner bei vielen Pflanzen Wurzel, Spross und Blatt befähigt sind, aus einer Gruppe von Zellen oder auch aus einer einzelnen Zelle eine Knospe, also die ganze Pflanze mit allen ihren Characteren zu bilden, so wird damit erwiesen, dass diese producirenden Zellen gleichwerthig und gleichbefähigt sind. Diese Productionsthätigkeit wird durch die Unterbrechung und Störung der bisherigen determinirenden (correlativen) Bedingungen befördert und, wie aus II, § 44 zu ersehen ist, kann man durch bestimmte Eingriffe, z. B. durch eine entsprechende Abtrennung und durch die Lage der Schnittfläche veranlassen, dass sich eine Gruppe

bildungsfähiger Zellen entweder zu einem Spross oder zu einer Wurzel entwickelt[1]). Wird diese Neubildung, wie es vorkommt, von Zellen ausgeführt, die unter den normalen Verhältnissen ihre Wachsthumsthätigkeit eingestellt hatten, so sind doch auch diese Versuche voll beweisend, da die Descendenten solche generelle Fähigkeiten nicht besitzen könnten, wenn diese nicht den Mutterzellen innegewohnt hätten.

So lange die bestimmt determinirenden Einflüsse fortbestehen, wird auch die bisherige ontogenetische Umgestaltung in derselben Weise vor sich gehen. Wenn also die Sprossspitze und die Wurzelspitze trotz verschiedenartiger Einwirkungen ihre formative Thätigkeit dem Wesen nach einhalten, so folgt daraus, dass die determinirenden Constellationen nicht wesentlich verschoben wurden. In gewissen Fällen aber geht diese Verschiebung so weit, dass die Wurzelspitze in eine Sprossspitze übergeht oder dass der Scheitelpunct eines Sprosses in eine Wurzelspitze umgewandelt wird. Hierdurch wird also ein weiterer Beweis für die Gleichwerthigkeit des Urmeristems in beiden Organen geliefert.

Eine derartige Umwandlung kommt normalerweise an der Wurzel von Neottia nidus avis[2]) vor, deren Spitze nach der Bildung von Blattanlagen die Wurzelhaube abstösst und dann als Spross weiter wächst. Gelegentlich wurde auch eine solche Umbildung der Wurzelspitze von Anthurium longifolium[3]) und der Wurzelträger von Selaginella[4]) beobachtet. Bei Selaginella tritt die Umbildung an Sprossstücken, die man als Stecklinge behandelt, häufig ein und zwar pflegen dann die unteren, im Boden befindlichen Anlagen der Wurzelträger zu Wurzeln, die oberen am Licht befindlichen Anlagen zu Sprossen zu werden. Ferner hat Beyerinck[5]) an verschiedenen Pflanzen, besonders an Rumex acetosella, die Umwandlung der Anlage einer Wurzel in einen Spross und die Umwandlung der Anlage einer Adventivknospe, die ein bis einige Blattanlagen besass, in eine Wurzel beobachtet. Diese Umwandlung trat besonders dann ein, wenn durch das entsprechende Zerschneiden des Sprosses dafür gesorgt war, dass sich die Anlage des Sprosses (resp. der Wurzel) an einer Stelle befand, an welcher vermöge der correlativen und reproductiven Thätigkeit die Bildung von Wurzeln (resp. von Sprossen) angestrebt wurde (II, § 44).

Sehr anschauliche Beispiele für die mehr oder minder energisch inducirende Wirkung des Bestehenden werden wir bei der Besprechung der dorsiventralen Determination kennen lernen (II, § 43). So wirkt z. B. der Thallus von Marchantia so entscheidend inducirend auf das Urmeristem, dass sich die Dorsiventralität an den Zuwachsstücken bis dahin nicht umkehren liess, während eine solche Umkehrung an dem Prothallium der Farne leicht gelingt.

---

1) Vöchting, Organbildung im Pflanzenreich 1878, I, p. 240; 1884, II, p. 36.

2) Irmisch, Biolog. d. Orchideen 1853, p. 26; Prillieux, Annal. d. scienc. naturell. 1856, IV. sér., Bd. 5, p. 279; Beyerinck, Beobacht. und Betracht. ü. Wurzelknospen u. Nebenwurzeln 1886, p. 17. — Aehnliches kommt nach Beer (cit. bei Irmisch) bei der Orchidee Catasetum tridentatum vor.

3) Goebel, Bot. Ztg. 1878, p. 645. — Blumenentwickelung aus einer Wurzelspitze beobachtete H. Karsten, Flora 1861, p. 232.

4) Pfeffer, in Hanstein's Botan. Abhandlg. 1871, I, Heft 4, p. 67; Beyerinck, l. c. p. 3, 16; J. Behrens, Flora 1897, Ergsbd. p. 158. Behrens beobachtete dasselbe an Selaginella denticulata, die echte Wurzeln besitzt.

5) Beyerinck, l. c. p. 13, 42. [R. A. Philippi, Ber. d. bot. Ges. 1901, p. 95.]

Der Erfolg ergiebt sich aber immer als Resultirende aus der Gesammtheit der Factoren, und so ist es begreiflich, dass je nach den äusseren Eingriffen und den inneren Bedingungen die interne (autonome) Determination fortbesteht, überwunden oder abgeschwächt wird. Da sich aber die inneren Bedingungen mit dem Entwickelungsgang ändern, so können nicht alle Theile einer Pflanze in derselben Weise reagiren. Desshalb ist es nicht überraschend, dass z. B. die formative Thätigkeit in der Knospe nicht durch einen bestimmten äusseren Eingriff alterirt wird, der in etwas älteren Stengeltheilen veranlasst, dass embryonale Zellen zur Wurzelbildung schreiten.

Für eine jede Determination, mag sie durch innere oder äussere Factoren bewirkt sein, lässt sich wiederum nur empirisch entscheiden, ob sich die Induction nur auf die unmittelbar betroffenen Theile erstreckt und demgemäss durch äussere Einflüsse überwunden oder umgekehrt wird (labile, locale, veränderliche Induction oder Determination), oder ob dieses nicht der Fall ist, ob also eine innere Constellation (Eigenschaft) inducirt ist, die nun determinirend fortwirkt (stabile, inhärente, fortwirkende Induction)[1]. Dieses ist z. B. der Fall, wenn durch innere oder äussere Ursachen die Anlage einer Wurzel, eines Sprosses geschaffen ist, die fernerhin selbstthätig das Urmeristem so determinirt, wie es zur specifischen Fortbildung nothwendig ist. Dasselbe gilt für den fortwachsenden Thallus von Marchantia, dessen Dorsiventralität durch einseitige Beleuchtung inducirt und orientirt wird, wenn das noch isolaterale Urmeristem dem determinirenden Einfluss des dorsiventralen Thallus entzogen ist (II, § 43). Dagegen liegt z. B. eine labile Induction in allen den zahlreichen Fällen vor, in denen durch einen orientirenden Aussenreiz eine (anatomische oder morphologische) Dorsiventralität veranlasst wird, die in dem Neuzuwachs schwindet oder anders orientirt wird, wenn man den Orientirungsreiz unterbricht oder in anderer Richtung wirken lässt. Eine scharfe Abgrenzung ist natürlich schon desshalb nicht möglich, weil eine Induction, die wir bis dahin als eine stabile ansahen, unter anderen Bedingungen vielleicht aufgehoben wird. Ein Beispiel liefern u. a. die Wurzeln, deren normales Fortwachsen auf einer stabilen Determinirung beruht, die aber bei der oben erwähnten Umwandlung in Sprosse überwunden wird. Auch wird mit der selbstregulatorischen Veränderung der formativen Thätigkeit, also z. B. mit der Einleitung der Blüthenbildung, eine Verschiebung der bisherigen determinirenden Thätigkeit angezeigt. Uebrigens besteht auch in dem magnetisirten Stahlstab eine Induction, die uns stabil erscheint, so lange wir den Stahlstab nicht solchen Einflüssen aussetzen, die den Magnetismus aufheben oder umkehren.

§ 41. Weiteres über die formative Induction und die Specificität der Zellen und Organe.

In der Ontogenese sind nicht nur Zuwachselemente und Organanlagen zu schaffen, sondern es sind dieselben auch in bestimmter Weise fortzubilden und

---

1) Pfeffer, Pflanzenphysiol. I. Aufl., Bd. 2, p. 163.

auszugestalten (II, § 2). Auch dieser fernere Entwickelungsgang wird wieder bestimmt und regulirt einmal durch die jeweiligen Eigenschaften und Fähigkeiten der Zelle und des Organs, die sich mit der Fortbildung fortwährend ändern, und ferner durch die determinirenden Einflüsse, von denen die inneren Factoren wiederum mit der Ausgestaltung und der Veränderung der Thätigkeit modificirt werden (II, § 39, 40). In dem Maasse aber wie dem Organe und der einzelnen Zelle, in Anpassung an ihre Aufgaben, ein bestimmter einseitiger Character fester und fester aufgeprägt wird, werden die allseitige Befähigung und die Plasticität der embryonalen Zellen und Gewebe mehr und mehr eingeschränkt, bis endlich mit dem Auswachsen und dem Verlust der Wachsthumsfähigkeit die (äussere) formative Thätigkeit und Reactionsfähigkeit abgeschlossen ist.

Da diese naturgemässen Verhältnisse sowohl durch die normale Ontogenese, als auch durch die zahlreichen aitionomen Reactionen illustrirt werden, die schon mitgetheilt wurden (Kap. VI) oder noch zu behandeln sind, genügt hier der Hinweis auf einige auffällige Beispiele. So kann man veranlassen, dass Knospen zu Lang- oder Kurztrieben werden (II, § 45), dass sich die Blattanlage einer Wasserpflanze zu einem Wasserblatt oder zu einem Luftblatt entwickelt (II, § 34), oder dass sich die Blattanlage von Prunus Padus und anderen Holzpflanzen, die unter normalen Verhältnissen zu einer Knospenschuppe wird, als Laubblatt ausgestaltet. Dieses geschieht, wenn man durch Entblättern bewirkt, dass die in Entstehung begriffenen Knospen sofort austreiben, also sich nicht als Winterknospen entwickeln, sondern zur Wiederherstellung der Belaubung benutzt werden[1]. In diesem Falle ist gut zu übersehen, dass je nachdem die Knospenanlage zur Zeit des Eingriffes noch ganz jugendlich oder etwas fortgeschritten war, die ältesten Blattanlagen den Character der Knospenschuppen ganz oder theilweise annehmen und dass demgemäss die folgenden Blätter alle Zwischenstufen bis zu normalen Laubblättern bieten. Ein solcher allmählicher Uebergang, oder wie man auch sagen kann, eine solche Nachwirkung, muss aber natürlich in allen analogen Fällen und z. B. auch dann eintreten, wenn man eine aitionome Dorsiventralität durch die Veränderung der Angriffsrichtung des Orientirungsreizes umkehrt. In principieller Hinsicht ist es auch einerlei, ob wir ein Organ mit begrenztem Wachsthum, also z. B. eine Blattanlage in das Auge fassen, die nur das schon Vorhandene ausgestaltet, oder einen fortwachsenden Spross (Thallus etc.), an dem durch die Thätigkeit des Urmeristems die Zellen und die Organe entstehen, die schon während oder erst nach der Anlage den veränderten determinirenden Bedingungen ausgesetzt sind oder ausgesetzt werden.

Da für die sich ausgestaltenden Zellen eine Einengung und Veränderung der im Urmeristem vorhandenen Fähigkeiten in Frage kommt, so muss in jedem einzelnen Falle entschieden werden, ob und in wie weit eine solche Verschiebung mit im Spiele ist. So wie bei dem Urmeristem kann aber aus den Reactionen nicht ohne weiteres ein bestimmter Schluss gezogen werden, da es zunächst unbekannt ist, in wie weit die freie Entfaltung der gesammten Fähigkeiten der Zellen und der Organe durch den Einfluss der übrigen Theile der Pflanze eingeengt wird. Indess lehren die Gesammterfahrungen, dass nicht eine jede sichtbare

---

1) Vgl. Goebel, Bot. Ztg. 1880, p. 807 und dieses Buch II, § 45.

Organanlage schon in sich eine generelle, feste Characterbestimmung trägt. Denn wäre das der Fall, so könnte nicht die Umwandlung einer Wurzelanlage in eine Sprossanlage bewirkt werden und umgekehrt (II, § 40), eine Umwandlung, die zeigt, dass diese Anlagen in sich noch vielseitig befähigt sind, und demgemäss durch die bestimmt gerichteten determinirenden Einflüsse in eine bestimmt gerichtete Entwickelungsbahn gelenkt werden. Gleiches wird vermuthlich für die jugendlichen Blattanlagen gelten. Denn wenn auch bis dahin eine Entwickelung zu einem Spross- oder Wurzelorgan nicht sicher beobachtet ist, so lassen doch anderweitige Erfahrungen, z. B. die Reactionen bei Verwundungen, vermuthen, dass die Zellen der ganz jugendlichen Blattanlagen noch den vollen embryonalen Character besitzen.

Uebrigens ist eine erhebliche formative Aenderung ohne Einbusse der embryonalen Eigenschaften möglich. Dieses beweisen schon die besonderen Gestaltungen, die Asomatophyten (Bacterien, Hefe) unter verschiedenen Culturbedingungen annehmen (II, Kap. VI u. Kap. VIII); Gestaltungen, zu denen auch die Dauer- und Ruhezustände (Sporen etc.) zählen, die bei dem Wiedererwachen und bei dem Uebergang in den thätigen Zustand besondere formative Vorgänge zu durchlaufen haben. Wie in diesem Falle müssen wir aber die volle embryonale Befähigung auch denjenigen Zellen höherer Pflanzen zugestehen, die befähigt sind eine Knospe, also eine ganze Pflanze aus sich zu bilden, gleichviel ob dieses durch directes Auswachsen oder durch Vermittelung des producirten Callus etc. ausgeführt wird (II, § 47). Diese Totalbefähigung schliesst also nicht aus, dass die Zelle bis zu einem gewissen Grade bereits einseitig ausgebildet war und vielleicht eine reparable Verschiebung des eigentlichen Keimplasmas erfuhr, die erst durch eine erneute Wachsthumsthätigkeit, also mit Ueberwindung einer Nachwirkung beseitigt wird (vgl. auch § 42). Denn auch bei einem Asomatophyten (Bacterien etc.) wird zuweilen der künstlich (durch Determination) aufgedrängte Zustand nur allmählich, im Verlaufe von einigen, oder auch von vielen Generationen, wieder abgestreift und so der ursprüngliche embryonale Zustand wieder hergestellt (II, Kap. VIII).

Thatsächlich besteht aber auch bei einer höheren Pflanze schon zwischen den typisch embryonalen Zellen des Cambiums und der Vegetationspuncte eine formale Differenz, die noch ansehnlicher bei denjenigen Zellen ist, die in ihrem äusseren und inneren Ansehen den Character von somatischen Zellen annahmen (II, § 2, 47), unter bestimmten Bedingungen aber durch die Bildung einer Knospe eine ganze Pflanze produciren, in denen also die Totalbefähigung schlummerte, oder wie man auch sagen kann, das Keimplasma complet vorhanden war.

Mit diesen Erörterungen ist zugleich ganz allgemein der Rahmen gekennzeichnet, innerhalb dessen morphologische und anatomische Operationen und Reactionen, also Metamorphosen und Umdifferencirungen, unter normalen und bei veränderten Bedingungen möglich sind. So wie es ja auch sein muss, werden solche formativen Vorgänge und Reactionen ebensowohl von typisch embryonalen, als auch von den in sich einseitig determinirten Zellen und Organanlagen ausgeführt. In beiden Fällen kommt aber nicht schlechthin die Gesammtheit der potentiellen Fähigkeiten zur Geltung, denn die reale Reaction hängt schon bei der isolirt lebenden Zelle von den übrigen Aussenbedingungen (d. h. von der jeweiligen Stimmung, II, § 20) ab, in den Gewebecomplexen

zudem von den correlativen Einflüssen der übrigen Zellen und Organe. Uebrigens können sich auch ohne Veränderung der äusseren Umrisse im Inneren eines Organes gewisse Gewebedifferencirungen vollziehen (II, § 13), und in der einzelnen Zelle ist mit der lebendigen Thätigkeit stets eine gewisse dauernde Aenderung der inneren Constellationen verknüpft, die sogar unter normalen und veränderten Bedingungen, z. B. durch Vacuolisirung, durch Kerntheilung, durch Ausbildung und Lagenänderungen der Chloroplasten u. s. w. sehr auffällige Formen annehmen kann (vgl. II, § 42 u. Kap. XV). In den Gewebepflanzen sind ausserdem durch die verschiedene Composition gleichartiger und verschiedenartiger Zellen die Mittel geboten, um eine überaus mannigfache Gestaltung in normalen und aussergewöhnlichen Verhältnissen zu entwickeln.

Aus der Gesammtheit dieser Thatsachen und Erwägungen ergeben sich mit Nothwendigkeit eine Reihe von Schlussfolgerungen, die insbesondere bei der morphologischen Behandlung von Problemen oft nicht genügend berücksichtigt wurden und werden. So ist es klar, dass eine embryonale Zelle (oder ein embryonaler Zellcomplex), die sich unter bestimmten Bedingungen mit Sicherheit zu einem Gefässbündelelement (oder einer Wurzel) entwickelt, unter veränderten Bedingungen aber eine Epidermiszelle (oder einen Spross etc.) liefert, nur bedingungsweise und potentiell, aber nicht bedingungslos und real, also nicht durch innere Selbstbestimmung, die Anlage einer Leitbündelzelle (oder einer Wurzel u. s. w.) vorstellt[1]). Wie aber aus der thatsächlichen Ueberführung einer Wurzel in eine Sprossanlage (II, § 40) noch nicht folgt, dass eine jede definitive Sprossanlage diesen Gang und Wechsel der Determination zu durchlaufen hat, so ist es zwar möglich, aber doch nicht nöthig, dass eine Anlage, die sich zu einem Blumenblatt entwickelt, in ihren jugendlichsten Stadien die auf ein Laubblatt abzielenden Inductionen durchzumachen hatte. Vielmehr können die auf ein Blumenblatt abzielenden Determinationen schon bei dem Erscheinen der Anlage bestanden haben und es ist ebenso möglich, dass dann die potentielle Blumenblattanlage durch nachträgliche Aenderung der determinirenden Bedingungen in die Entwickelungsbahn eines Laubblattes gelenkt wird. In der That dürfte solches dann geschehen, wenn durch den Wechsel der Bedingungen erzielt wird, dass die zuerst angestrebte Blüthenbildung nicht realisirt wird, dass also anstatt der Blüthen ein Laubspross ausgebildet wird.

Eine jede Anlage (Zelle oder Organ), die noch allseitig befähigt, also embryonal ist, mag als embryonale, allseitig befähigte, potentielle, indifferente[2]),

---

1) Ebenso werden durch die ersten Theilungen in der befruchteten Eizelle die Bezirke definirt, aus denen sich Spross und Wurzel entwickeln. Die Zellen sind aber normal allseitig befähigt und es gelang sogar, aus einem Stücke des Embryoträgers von Orobanche eine ganze Pflanze zu erziehen (II, § 47). In gleichem Sinne ist die Markirung von bestimmten Bezirken durch die Zelltheilung z. B. in den von der keilförmigen Scheitelzelle abgeschnittenen Segmenten in dem Stämmchen der Moose etc. zu beurtheilen.

2) Durchaus im obigen Sinne hat Vöchting (Organbildung I, p. 240; II, p. 36; Bot. Ztg. 1895, p. 90) »indifferente Anlagen« benutzt und es ist nicht recht abzusehen, warum Goebel (Flora 1895, Ergänzgsb., p. 212) gegen diesen Ausdruck polemisirt. Wenn freilich Goebel (Organographie 1898, I, p. 4), wie es scheint, annimmt, dass eine Anlage, wenn sie sichtbar hervorgetreten ist, immer auch in sich bestimmt characterisirt ist, so gilt dieses nachweislich nicht für alle Fälle. Uebrigens sind bei Goebel die

neutrale Anlage bezeichnet werden. Wenn aber der Anlage (dgl. der Zelle) ein bestimmter Character aufgedrängt, also im Vergleich zu dem embryonalen Zustand die potentielle Befähigung eingeengt ist, werden wir von characterisirten, specificirten, bestimmt determinirten, postembryonalen Anlagen (Zellen) reden, die im näheren als characterisirte Spross-, Blatt-, Wurzelanlagen bezeichnet werden können. Es ist ohne weiteres klar, dass die einer bestimmten Kategorie zugehörigen Anlagen unter sich gleichwerthig (äquipotentiell) sein können, dass sie ferner die Fähigkeit besitzen, sich innerhalb der Kategorie, also ohne Aufgabe des Characters eines Blattorganes u. s. w., je nach den dirigirenden Bedingungen in verschiedener Weise auszugestalten. Es liegt überhaupt im Wesen der Entwickelung, dass die Anlagen unter Formen- und Functionswechsel allmählich ihre besondere Gestaltung und functionellen Befähigungen gewinnen (II, § 2). Wenn wir in Anerkennung dieser Thatsache von einer realen Metamorphose reden, so ist damit natürlich der Complex der bewirkenden Factoren völlig unbestimmt gelassen. Ohnehin darf man nie vergessen, dass man an dem realen Geschehen die causalen Bedingungen nicht unmittelbar ablesen kann und dass formal gleiche Vorgänge auf verschiedene Weise erreicht werden können (I, Kap. I).

Unter allen Umständen ergiebt sich alles physiologische Geschehen, ergiebt sich somit auch der specifische Entwickelungsgang als die festbestimmte und nothwendige Folge aus den gegebenen Bedingungen (Dispositionen). Diese Forderung ist in jedem Falle aufrecht zu halten, denn mystische Lebenskräfte oder sich verkörpernde Ideen (idealistische Metamorphose) kennt die exacte Wissenschaft nicht, wenn auch im Augenblick eine völlige causale Aufhellung des maassgebenden Complexes unmöglich ist (I, Kap. I). Demgemäss ist jede Veränderung, jede Abweichung in der normalen Ontogenese, sind alle Missbildungen und abnormen Reactionen und Gestaltungen ein untrügliches Zeugniss für eine entsprechende Veränderung in den maassgebenden Constellationen, gleichviel ob wir einen fassbaren äusseren oder inneren Anstoss angeben können, oder vorläufig genöthigt sind, eine Entgleisung aus unbekannten inneren Ursachen anzunehmen.

Wie aber ein Klavier vermöge seines Baues dazu befähigt ist auch solche Harmonien und Disharmonien ertönen zu lassen, an die man bei seiner Construction nicht dachte, die auch bis dahin nie erklangen, vermag auch der Organismus vermöge seines Baues und seiner Eigenschaften, und der hierdurch bedingten Fähigkeiten, Reactionen auszuführen, die normal nicht eintreten, die sich vielleicht niemals in seinen Ahnen abspielten. Das würde ja der Fall sein, wenn auf einer Pflanze bestimmte Gallen durch ein eingeführtes Insect veranlasst werden, das bis dahin in dem Verbreitungsbezirk dieser Pflanze nicht existirte. Auch sind verschiedene Organismen in ausgezeichneter Weise befähigt, auf bestimmte chemische Präparate zu reagiren (II, § 30—32, 72—75, Kap. XIII, XIV), die in der Natur nicht vorkommen, die also den Ahnen niemals begegnen konnten.

In richtiger Würdigung aller dieser Thatsachen ist ohne weiteres klar, dass

---

potentielle Befähigung und die Einschränkungen dieser, also die reale Leistung in Folge von Determination nicht genügend auseinandergehalten.

z. B. eine Missbildung zwar einen sprechenden Beleg für die Reactions- und Compositionsfähigkeiten des Organismus abgiebt, dass man aber nicht ohne weiteres berechtigt ist, auf Grund der Missbildungen phylogenetische Schlussfolgerungen zu ziehen[1]. Ebenso ergiebt sich aus dem Gesagten, dass die Entwickelungsbestrebungen bei der derzeitigen Entstehung eines Blumenblattes in keinem Augenblick auf die Bildung eines Laubblattes hinzielen müssen, wenn man auch vom phylogenetischen Standpunct Grund hat, das Blumenblatt als ein metamorphosirtes Laubblatt anzusprechen. Fällt es doch Niemanden ein zu fordern, dass heute bei dem Aufbau einer Uhr die Gesammtheit der Operationen und Compositionen wiederholt werden, die in historischen Zeiten bei der allmählichen Gestaltung und Vervollkommnung der Uhr in Anwendung kamen. Ueberhaupt wird in phylogenetischen Betrachtungen häufig nicht beachtet, dass der Organismus, ebenso wie ein Mechanismus vermöge des realisirten Aufbaues unvermeidlich auch mit Eigenschaften und Fähigkeiten ausgestattet sein kann und ist, auf die es bei dem auf bestimmte Ziele und Zwecke gerichteten Aufbau gar nicht abgesehen war, die also während der phylogenetischen Ausgestaltung real nicht in Betracht kamen und in Anspruch genommen wurden. Es ist indess nicht meine Aufgabe, im näheren darzuthun, wie bei der Behandlung der hochwichtigen Probleme der Phylogenese die gesicherten physiologischen Grundzüge oft nicht gebührend berücksichtigt werden.

Wenn uns auch das allgemeine Wesen des Problems klar ist, so vermögen wir doch, wie schon betont wurde, nicht zu sagen, warum die Ontogenese der Pflanze, eines jeden Organes in der ganz bestimmten Weise verläuft und warum als Folge dieses selbstregulatorischen Waltens die Organe an bestimmten Orten, in gesetzmässiger Stellung erscheinen. Denn durch die Thatsache, dass z. B. in einer Wurzel die Nebenwurzeln erst nach Beginn der Gewebedifferencirung und in Abhängigkeit von der Lage der Leitbündel angelegt werden, wird zunächst nur eine bestimmte Wechselbeziehung und zugleich die nächste Ursache für die gesetzmässige Stellung der Nebenwurzel angezeigt[2]. Es liegt aber im Wesen der selbstregulatorischen Ontogenese, dass durch die derzeitige Thätigkeit der Platz und die Bedingungen für das Folgende geschaffen werden. Demgemäss werden auch am Sprosse die Blattanlagen in einiger Entfernung (Elodea etc.) oder nahe unter dem Vegetationspunct gebildet, der am Spross und an der Wurzel nicht selbst producirt, vielmehr da, wo es auf ununterbrochenes Wachsen abgesehen ist, sich selbst dann im embryonalen Zustand erhält, wenn man das angestrebte Wachsen durch einen Gipsverband mechanisch unmöglich macht[3].

Die Schaffung des Schauplatzes der Thätigkeit ist natürlich eine Voraussetzung für die Production von Sprossungen, die aber doch nur auftreten, insofern die

---

1) Es ist dieses auch von kritischen Forschern wiederholt hervorgehoben. Vgl. z. B. Goebel, Vergl. Entwickelungsgesch. d. Pflanzenorgane 1883, p. 124; Organographie 1898, I, p. 170; Sachs, Flora 1893, p. 233. — Mit obigem ist auch schon ausgesprochen, dass sehr wohl bei bestimmten Bedingungen Formationen (auch solche die man als Neubildungen bezeichnet) auftreten können, die dem Beobachter bis dahin nicht bekannt waren. Sowie auf dieses ist früher (II, p. 86) auch schon darauf hingewiesen, dass man keine scharfe Grenze zwischen normalen und pathologischen Vorgängen ziehen kann.

2) Ueber den Einfluss von Krümmungen vgl. II, § 37.

3) Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1893, p. 355. Im Gipsverband rückt die Gewebedifferencirung und damit die Production der Nebenwurzeln gegen die Spitze vor.

geeigneten Constellationen ihre Bildung veranlassen. Diese Determination stellt sich im Spross und in der Wurzel Hand in Hand mit der Thätigkeit des Vegetationspunctes und der Fortbildung der Zuwachselemente (II, § 2), also in selbstregulatorischer Weise ein, kann aber auch an diesen Organen ausfallen, wie das Fehlen der Nebenwurzeln an gewissen Wurzeln, das Unterbleiben der Blattbildung bei der Umwandlung einer Sprossanlage in eine Ranke oder in eine Wurzel beweist. Da aber die periodische Wiederholung dieser maassgebenden specifischen Determinationen von dem selbstregulatorischen Walten abhängt, so wird durch dieses auch bestimmt, ob die nächste Anlage in einiger Entfernung von der letzten Anlage (wie bei Seitenwurzeln) oder nahe bei dieser auftritt (wie bei den Blättern).

Uebrigens lehrt das Auftreten der Cotyledonen, dass (so gut wie z. B. die Seitenwurzeln) auch die Blätter ohne Präexistenz von Blattanlagen durch innere Ursachen, an bestimmten Orten und in gesetzmässiger Stellung ihren Ursprung nehmen. Es kann sich folglich nur darum handeln, ob und in wie weit da, wo die Blattanlagen dicht gedrängt zu stehen kommen, hierdurch die aus den übrigen Ursachen angestrebten Positionsverhältnisse 1) schon bei dem Auftreten oder 2) bei der Fortbildung der Blattanlagen modificirt werden. Damit ist also eine Specialfrage aufgeworfen, auf die wir nicht eingehen können, da wir einmal die speciellen Blattstellungsverhältnisse nicht zu behandeln haben und da zudem in den verschiedenen Arbeiten, die im Anschluss an Schwendener's Blattstellungstheorie entstanden, schon Widersprüche darüber bestehen, ob die Blattanlagen sogleich bei ihrer Entstehung in Contact treten oder nicht[1]). Auch ist keine Einsicht in die Factoren gewonnen, durch welche Qualität und Ort der Neubildungen bestimmt werden, wenn man, wie es Schwendener von seinem Standpunct aus mit Recht thut, von den realisirten Anlagen ausgeht und die mechanischen Consequenzen darlegt, die sich aus der dichten Stellung, sowie aus dem ferneren Wachsthum der Anlagen und des Tragsprosses ergeben.

Thatsächlich sind die jugendlichen Anlagen durch einen Druck leicht plastisch derformirbar (II, § 35). Ausserdem wird aber auch in das Auge zu fassen sein, dass durch den Contact, die Contactunterschiede u. s. w. regulirende Reizwirkungen zu Stande kommen können. Dass solches möglich ist, ergiebt sich aus II, § 35—38, wo u. a. mitgetheilt ist, dass schon bei einem geringen Druckunterschied durch correlatives Walten die Production des Callus local unterdrückt und befördert wird. Ausserdem ist bereits berichtet (II, § 35), dass eine Anlage, deren Entstehung angestrebt wird, auch unter Ueberwindung eines ansehnlichen Widerstandes in das Leben tritt. Ich kann aus eigener Erfahrung hinzufügen, dass dieses auch für die Blattanlagen gilt. Uebrigens hat schon Hofmeister[2]) die Vermuthung ausgesprochen, dass die producirende Thätigkeit der Sprossspitze nicht wesentlich durch diejenigen Druckzustände beeinflusst werden dürfte, die normalerweise in der Knospe herrschen.

Jedenfalls sind die mechanischen Druckverhältnisse nicht die Ursache, dass an einer Stengelranke die Blattbildung unterbleibt, oder dass an anderen Sprossen Blattanlagen entstehen und je nach Umständen als Laub-, Blumen-, Staublatt etc.,

---

1) S. Schwendener, Mechan. Theorie d. Blattstellungen 1878; Sitzungsb. d. Berlin. Akad. 1894, p. 979; 1895, p. 465; 1899, p. 50; 1900, p. 1042; Vöchting, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 31, p. 454; A. Weise, Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, Bd. 31, p. 456 u. in Goebel's Organographie 1898, I, p. 61; K. Schumann, Morphol. Studien 1899, p. 311; L. Jost, Bot. Ztg. 1899, p. 193; W. Arnoldi, Flora 1900, p. 440. [Winkler, Jahrb. f. wiss. Bot. 1901, Bd. 36, p. 1.]

2) Hofmeister, Allgem. Morphol. 1868, p. 639.

also in specifischer Form ausgebildet werden. Ebenso müssen innere regulatorische Vorgänge es bewirken, dass mit der Zeit Blüthensprosse mit besonderer Blattstellung ihren Ursprung nehmen. Wenn aber bei einem Cacteenspross, dann, wenn er dreikantig wird, die Blattstellung aus der $^1/_2$- in die $^1/_3$-Stellung übergeht[1]), so ist das bis zu einem gewissen Grade ein analoges Verhalten wie bei einer Wurzel, bei der die Zahl der Nebenwurzelreihen durch die Zahl der Leitbündel in der Mutterwurzel bedingt ist. Diese und andere Beispiele lehren zugleich, dass eine regelmässige und gesetzmässige Anordnung der Seitensprossungen auch dann möglich ist, wenn die Organe nie in Contact treten. Aus der zweckentsprechenden Anordnung ergeben sich aber allgemein nicht die Ursachen des Geschehens (I, § 2). Wenn also Blattanlagen da auftreten, wo am meisten Platz ist oder der äussere Widerstand am geringsten ist, so folgt daraus nicht, dass ein rein mechanischer Effect vorliegt, da derselbe Erfolg auch durch eine regulatorische Lenkung erzielbar ist, in der möglicherweise durch die Druckverhältnisse etc. regulirende Reize ausgelöst werden.

§ 42. Fortsetzung.

Aus der Thatsache, dass die formative Leistung durch die besondere Art der Wechselwirkungen (der Determination) in verschiedene Bahnen gelenkt wird, folgt, dass schon in den allseitig befähigten embryonalen Zellen je nach Ort und Lage ebenso gut ein bestimmter labiler Inductionszustand (eine verschiedene Stimmung) besteht, wie in den einzelnen Zellen eines Asomatophyten, wenn sich diese in verschiedenen Culturbedingungen befinden. Auch wurde bereits hervorgehoben (II, § 41), dass die embryonalen Zellen eines Gewebes, sowie eines einzelligen Organismus besondere äussere oder innere Gestaltungen annehmen können, ohne dadurch ihre Gesammtbefähigung, also den Kern der erblichen Eigenschaften einzubüssen. Diese erhalten sich also auch dann, wenn Wachsthum und Vermehrung in etwas verschiedener Weise verlaufen, und wir hörten u. a. bereits, dass die Eigenschaften einer Spirogyra durch fortgesetzte amitotische Theilung nicht modificirt werden (II, § 12). Auch kann die Totalbefähigung ebensowohl in einer äqualen, als auch (z. B. bei der Abschnürung gewisser Conidien) in einer inäqualen Theilung erhalten werden. (Vgl. auch II, Kap. III.)

Die Metamorphose, durch welche die in erbgleicher Theilung entstandenen (also allseitig befähigten) Zellen, theilweise unter Verlust der Gesammtbefähigung, theilweise sogar unter Einbusse des Lebens ihren Aufgaben im Dienste des Ganzen zugeführt und angepasst werden (I, § 6), kann langsam, aber auch so schnell verlaufen, dass der typisch embryonale Zustand sogleich nach der Theilung verloren geht. Tritt aber die Theilung erst ein, nachdem, wie es ja factisch vorkommt (I, § 10), im Protoplasten eine Differencirung und Arbeitstheilung hergestellt ist, so kann auf diese Weise eine erbungleiche Theilung vorbereitet und vollbracht werden. Eine solche wird in der That ausgeführt, wenn ein kern-

---

1) Vöchting, Jahrb. f. wiss. Bot. 1894, Bd. 26, p. 484. — Andere Angaben über Aenderung der Blattstellung ausser in den in Anmerkung 1 (p. 173) citirten Schriften z. B. bei Kny, Ber. d. Bot. Gesellsch. 1898, p. 60; A. Weise, ebenda 1899, p. 343; Correns, Festschrift für Schwendener 1899, p. 395.

freies Stück abgetrennt wird, wie das bei Spirogyra und anderen Pflanzen in Folge von bestimmten Eingriffen geschieht[1]), in gewissen Fällen aber auch unter normalen Verhältnissen vorkommen dürfte. Während in diesem Falle der Verlust der Totalbefähigung durch den Mangel des Kernes in unzweifelhafter Weise angezeigt wird (I, § 9), vermag man bei dem Vorhandensein des Kernes gewöhnlich nicht nach dem mikroskopischen Bilde zu beurtheilen, ob dem Protoplasten die volle potentielle embryonale Befähigung innewohnt oder abgeht. Eine empirische Entscheidung stösst aber, wie sich aus dem Folgenden ergeben wird, oft auf Schwierigkeiten. Da zudem die Einschränkung (Specification) wie auch eine Desorganisation des Kernes sogleich nach dem Abtrennen eingetreten sein kann, so vermögen wir unter Umständen nicht zu sagen, ob die Specification schon durch die erbungleiche Theilung oder erst nach der erbgleichen Theilung hergestellt wurde.

Wie aber auch die Reducirung der Totalbefähigung erreicht sein mag, jedenfalls vermögen die wachsthumsfähigen specificirten Zellen, innerhalb des Umfanges ihrer Befähigungen, ebenso gut formative Operationen und Reactionen auszuführen, wie die allseitig befähigten Zellen, deren Actions- und Reactionskreis ebenfalls durch die vorliegenden determinirenden Bedingungen beschränkt wird. Das Pollenkorn, das einen langen Pollenschlauch treibt, ist ein schönes Beispiel dafür, dass eine isolirte specificirte Zelle ein ausgiebiges Wachsthum ausführt[2]). Innerhalb der Gewebe würde aber, lebendige Continuität mit einer kernhaltigen Zelle vorausgesetzt, sogar ein kernfreier Protoplast wachsen können[3]). Ein weiteres Beispiel für ein dauerndes Spitzenwachsthum einer bestimmt characterisirten Zelle liegt in den Milchzellen der Euphorbiaceen vor (II, § 13), denen nach den bisherigen Erfahrungen ein specificirter Character zukommt[4]). Einen solchen besitzen möglicherweise auch einzelne Meristeme, denen eine eng begrenzte Aufgabe zufällt. Indess lassen die bisherigen Erfahrungen eher vermuthen, dass z. B. die Zellen des phellogenen Meristems, wenigstens in bestimmten Fällen, die potentielle Gesammtbefähigung in sich tragen.

Da es bei der Pflanze gerade darauf abgesehen ist, dem Spross, der Wurzel u. s. w. die Fähigkeit zu erhalten, fehlende Organe und das Ganze zu reproduciren (II, § 47), so ist es nothwendig, dass die führenden Meristeme der verschiedenen Organe die Gesammtbefähigung besitzen. In Folge des Verlustes dieser reproductiven Fähigkeit mit der höheren Differencirung ist es bei

1) J. Gerassimoff, Ueber die kernlosen Zellen bei einigen Conjugaten 1896; Ueber ein Verfahren, kernlose Zellen zu erhalten 1896 (Sep. a. Bullet. d. l. Soc. Imp. d. Naturalist. d. Moscou); Ch. O. Townsend, Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, Bd. 30, p. 484.

2) Durch künstliche Ernährung konnte ich zwar ein ziemlich ausgiebiges, doch immer nur ein begrenztes Wachsthum gewisser Pollenschläuche erzielen. Jedoch kann desshalb noch nicht die Möglichkeit abgewiesen werden, dass entweder die specificirte Zelle eines Pollenschlauches in dieser besonderen Entwickelungsform sich erhalten lässt oder dass ein Pollenkorn typisch embryonal ist und unter Umständen zur Reproduction einer ganzen Pflanze gebracht werden kann.

3) Vgl. Townsend, l. c. u. dieses Buch I, § 9; II, Kap. III.

4) Die Milchzellen verhalten sich im normalen Entwickelungsgang (analog wie das Blutgefässsystem in der Ontogenese der Thiere) wie ein System, das sich selbständig und selbstthätig fortbildet. Jedoch schlummert factisch in jeder Meristemzelle, die den Gesammtorganismus zu reproduciren vermag, auch die Fähigkeit, nöthigenfalls in der Ontogenese eine Milchzelle zu liefern.

den höheren Thieren nicht mehr möglich, direct zu prüfen, ob die Meristeme, die unter normalen Verhältnissen einseitig arbeiten, potentiell die Gesammtbefähigung in sich tragen, also bedingungsweise den ganzen Organismus reproduciren können. Ohne einen solchen (directen oder indirecten) Nachweis werden immer Zweifel bestehen bleiben, da man einer Zelle ihre Eigenschaften und Befähigungen nicht direct ansehen kann. Denn das Pollenkorn, sowie die ohne Befruchtung nicht fortbildungsfähige Eizelle lassen dem Beschauer nicht erkennen, dass ihre Fähigkeiten beschränkt sind. Andererseits ist schon in II, § 41 hervorgehoben, dass allseitig befähigte (typisch embryonale) Zellen ohne den Verlust dieser Fähigkeit weitgehende Aenderungen der äusseren Gestalt und des inneren Baues zulassen und durchaus das Ansehen und bedingungsweise das Verhalten von somatischen Zellen annehmen können. So lange aber die Zelle aus sich, sei es direct oder erst nach Vorarbeiten und Ueberwindung von Hemmnissen und Schwierigkeiten den Gesammtorganismus zu erzeugen vermag, ist potentiell auch die Gesammtbefähigung, also das gesammte unerlässliche Idioplasma (Keimplasma, Erbmasse) in ihr vorhanden. Jedoch ist es möglich, dass dieses Keimplasma (d. h. der allseitig befähigte Protoplast) durch einseitige Ausbildung einzelner Fähigkeiten (der Organe und der Organelemente), durch Plasmaproducte sowie durch andere Beigaben und Verschiebungen in den zulässigen (reparablen) Grenzen verstellt oder so lange inactivirt ist, bis durch die Veränderung der Bedingungen eine auf das Erwachen und die Wiederherstellung hinarbeitende Thätigkeit erweckt wird.

Zur Entfaltung der Thätigkeiten und der Fähigkeiten bedarf es immer bestimmter Bedingungen. Wir haben auch bereits gehört, dass nicht selten neben den formalen Bedingungen besondere äussere Reizwirkungen nothwendig sind, um den Ruhezustand aufzuheben, gleichviel ob dieser selbstregulatorisch oder durch eine Aussenbedingung hergestellt war, durch deren Beseitigung dann der auslösende Reiz erzielt wird (II, Kap. VI). Ein solches selbstregulatorisches Walten tritt uns z. B. darin entgegen, dass Sporen, Samen und andere Fortpflanzungsmittel erst nach einer gewissen Ruhezeit keimen, dass alljährlich in vielen Pflanzen selbstthätig eine Winterruhe hergestellt und wieder aufgehoben wird (II, § 59). Während in diesen Fällen die gesammte Wachsthumsthätigkeit sistirt (oder stark reducirt) ist, wird durch das correlative Wirken in dem wachsthumsthätigen Organismus einzelnen Zellen und Organen zeitweilig oder auf die Dauer ein Wachsthumsstillstand aufgedrängt, der naturgemäss durch die Beseitigung dieser correlativen Hemmung aufgehoben wird (II, § 45, 46). Ein solches Erwecken der Thätigkeit wird z. B. durch Chloroformiren in der winterlichen Ruhezeit (II, § 60) und ferner durch bestimmte Reize in gewissen Sporen, Samen u. s. w. erzielt, die ohne solche Reize dauernd inactiv bleiben. Das ist z. B. der Fall bei den Sporen der Farne, die ohne die Reizwirkung des Lichtes oder einer Temperaturerhöhung (II, p. 105), bei den Sporen vieler Pilze und bei einigen Samen, die ohne besondere chemische Reize nicht keimen (II, p. 129). Da diese Anregung (auch in der einzelnen Zelle) zu Stande kommt, ohne dass lebendige Substanz und ohne dass ein Nährstoff hinzutritt, so ist damit erwiesen, dass in der Zelle 1) das gesammte Keimplasma und 2) eine für den Beginn der Entwickelung ausreichende Menge von Nahrung vorhanden sind, dass also in der einzelnen Zelle allein durch die besonderen inneren Bedingungen

(Anordnungen und Verschiebungen) der Ruhezustand hergestellt und wieder aufgehoben wird. Es ist dieses, wie schon II, § 30 betont wurde, auch dann der Fall, wenn die Reizwirkung in zweckentsprechender Weise von einem Nährstoff oder von einigen Nährstoffen ausgeht, die in Folge der erweckten Thätigkeit in den Stoffwechsel gerissen werden. Jedoch ist es auch möglich, dass in einem anderen Falle die Wachsthumshemmung durch den Nahrungsmangel verursacht wird.

Weil die potentielle Befähigung immer nur bedingungsweise zur Geltung kommt, so folgt auch aus der Befruchtungsbedürftigkeit der Eizelle noch nicht, dass in ihr nicht das complete Idioplasma vereint ist. Denn das Ziel, die Selbstentwickelung zu verhindern, kann schon durch eine entsprechende Inactivirung, allerdings aber auch durch das Fehlen eines der nothwendigen Protoplasmaorgane (I, § 9) bedingt sein, dessen Zufuhr durch die Befruchtungsmasse dann nothwendig ist, um das Keimplasma zu completiren und die Totalbefähigung herzustellen. Letztere ist aber in denjenigen Sexualzellen vorhanden, die sich von selbst oder in Folge eines äusseren (nicht vitalen) Reizes entwickeln. Dürfen wir solche Erfahrungen auch nicht generalisiren, so besteht doch einige Wahrscheinlichkeit, dass viele Eizellen die potentielle Gesammtbefähigung in sich tragen und dass es desshalb noch in vielen Fällen gelingen wird, durch die geeigneten Einwirkungen eine parthenogenetische Entwickelung zu veranlassen.

Man wird somit bei der Befruchtung die die Fortbildung anregende Wirkung und die Vereinigung der beiden Protoplasten unterscheiden müssen, Vorgänge, die (ebenso wie derselbe Körper zugleich Reiz- und Nährstoff sein kann) auf demselben Anstoss basiren, aber auch separirte Reactionen vorstellen können, die von verschiedenen Theilen des Gemisches abhängen, das mit der befruchtenden Plasmamasse eingeführt wird. Es ist desshalb möglich, dass sich die beiden Operationen separiren lassen, dass z. B. die Anregung der Fortbildung (wie in manchen anderen Fällen) von einem bestimmten Stoffe ausgeht, der sich von der lebendigen Befruchtungsmasse trennen lässt. In dieser Hinsicht sind freilich noch nicht die Versuche von H. Winkler[1]) entscheidend, der durch den wässerigen Auszug des Spermas des Seeigels eine gewisse Fortentwickelung des Eies verursachen konnte, eine Reizwirkung, die J. Loeb[2]) erzielte, indem er die Seeigeleier eine gewisse Zeit mit einer Lösung von Chlormagnesium behandelte.

Es ist nicht unsere Absicht und Aufgabe, auf die Sexualität einzugehen (I, § 2), bei der es sich im Grunde genommen um eine Verwendung der physiologischen Befähigungen und Vorgänge (über Plasmaverschmelzungen vgl. II, Kap. XV) für bestimmte Ziele und Zwecke handelt. Ohne ein näheres Eingehen auf die

1) H. Winkler, Ueber die Furchung unbefruchteter Eier etc. Sep. aus Nachr. d. Ges. d. Wissensch. z. Göttingen 1900, Heft 2. An dieser Stelle sind auch anderweitige Erfahrungen über die Anregung einer gewissen Fortbildung in der unbefruchteten Eizelle citirt.

2) J. Loeb, Americ. Journal of Physiol. 1899, Bd. 3, p. 137, 434. [Nach Loeb Americ. Journal of Physiol. 1900, Bd. 4, p. 178 u. 430) wird Parthenogenesis in bestimmten Echinodermeneiern schon durch die zeitweise gesteigerte osmotische Leistung der umgebenden Flüssigkeit veranlasst.]

Parthenogenesis sei desshalb auch nur kurz auf die Versuche Nathansohn's[1]) mit Marsilia hingewiesen. Nach diesem Forscher geht aus der Eizelle von Marsilia vestita bei ca. 18 C. nur nach der Befruchtung ein Embryo hervor, während bei 35 C. eine gewisse Zahl der Eizellen zu parthenogenetischer Entwickelung angeregt wird. Letztere wird bei 18 C. von der Mehrzahl der Eizellen der Marsilia Drummondii ausgeführt, die jedoch insofern eine Annäherung an Marsilia vestita zeigt, als sich mit der Erniedrigung der Temperatur, bei 9 C., eine geringere Anzahl parthenogenetisch entwickelt. Die individuellen Differenzen deuten darauf hin, dass die parthenogenetische Befähigung durch die vorausgegangenen Culturbedingungen der Pflanze, den Reifegrad der Samen u. s. w. beeinflusst wird.

Aus der Gesammtheit der Erfahrungen geht hervor, dass die Anregung oder die Hemmung der Wachsthumsthätigkeit in sexuellen und asexuellen Zellen nicht nur durch chemische Reize verursacht wird, und dass es sich bei chemischen Reizen zwar immer um stoffliche Qualitäten, aber, wie schon die enzymatischen (katalytischen) Wirkungen lehren, durchaus nicht immer um die Wirkung von dissociirten Körpern (Ionen) handelt (vgl. II, § 75). Ebenso ist klar, dass die Befruchtung von einer einfachen chemischen Reizwirkung, mit der sie J. Loeb (l. c.) indentificiren möchte, schon darin verschieden ist, dass sich durch die Vereinigung von zwei Protoplasten ein einheitlicher Organismus bildet, der auf diese Weise, wie es die Bastardirung lehrt, neue und bleibende Eigenschaften gewinnen kann.

Da die volle embryonale Befähigung sich mit Sicherheit nur aus der Reproductionsthätigkeit ergiebt, deren Zustandekommen durch die verschiedensten Ursachen verhindert werden kann, so vermögen wir auch nicht mit Sicherheit in einem Gewebe diejenigen Zellen zu bezeichnen, in denen real die Totalbefähigung schlummert. Diese wird nach den empirischen Erfahrungen bei manchen Moosen in allen Zellen und vielfach bei höheren Pflanzen in einzelnen Zellen conservirt, die den Character von Dauerzellen annahmen (II, § 47). Es ist aber wohl möglich, dass der Protoplast in vielen anderen Zellen die potentielle Totalbefähigung bewahrt und dass vielleicht öfters durch die Umkleidung mit einer nicht mehr wachsthumsfähigen Zellhaut (vgl. II, p. 36) die Ausübung der reproductiven Befähigung des Protoplasten unmöglich gemacht wird.

In den Geweben kommen immer die Wechselwirkungen mit den übrigen Zellen in Betracht, und möglicherweise wird hierbei in einzelnen Fällen durch den Austausch lebendiger Elemente zwischen den Protoplasten die volle embryonale Befähigung aufgehoben oder wieder hergestellt (vgl. II, § 53). Leider ist es bei Gewebepflanzen bis dahin nicht gelungen, eine isolirte embryonale Zelle (oder Organanlage) zur Weiterentwickelung zu bringen und auf diese Weise verschiedene wichtige Fragen zu entscheiden. (Ueber die nur vegetative Erhaltung gewisser Varietäten siehe II, Kap. VIII; über die Polarität der Urmeristemzellen vgl. II, § 44.) Aus diesem negativen Resultate ist aber kein bestimmter Schluss zu ziehen, da es z. B. ebenso noch nicht gelungen ist, verschiedene in mutualistischer oder antagonistischer Symbiose lebende Organismen oder die aus dem Embryosack befreite, befruchtete Eizelle, also Zellen, im isolirten Zustand zu cultiviren, die ohne Frage das complete Keimplasma in sich tragen und nach Entwickelung streben (vgl. I, § 64).

---

1) A. Nathansohn, Ber. d. Bot. Ges. 1900, p. 99. In dieser Arbeit ist die Lit. über Parthenogenesis im Pflanzenreich zu finden. Vgl. ferner Klebs, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 189.

Hervorgehoben wurde schon, dass man aus dem Aussehen des Protoplasten, sowie aus den normalen und abnormen formativen Vorgängen bei dem Wachsthum und bei der Zelltheilung nicht auf die reproductive Fähigkeit oder Unfähigkeit schliessen kann. So wird die ungerechtfertigte Annahme verschiedener Autoren, dass durch die amitotische Kerntheilung die Unfähigkeit zur Reproduction angezeigt werde, einfach durch die Thatsache widerlegt, dass unter bestimmten Bedingungen die directe Kerntheilung die normale Theilungsweise typisch embryonaler Zellen wird (vgl. II, p. 48 und die hier citirte Lit.). So gut wie aber nicht alle Zellen, die unter karyokinetischer Theilung entstanden, den embryonalen Zustand besitzen, kann natürlich auch Amitose und reproductive Unfähigkeit zusammenfallen. Das ist nach unseren derzeitigen Erfahrungen bei Chara der Fall, bei der die karyokinetisch sich theilenden Zellen des Nodiums, aber nicht die des amitotisch sich theilenden Internodiums die Pflanze reproduciren können[1]). Uebrigens ist nicht zu vergessen, dass bei den höheren Pflanzen öfters die Nodien ein bevorzugtes Reproductionsvermögen besitzen und dass dieses bei manchen Pflanzen trotz des Vorhandenseins typisch embryonaler Zellen sehr beschränkt ist.

Bei den Pflanzen tritt überaus deutlich hervor, dass den Ausgangspunct immer allseitig befähigte Zellen bilden, die sich je nach den obwaltenden Bedingungen specifisch gestalten, in denen ferner der Protoplast und in diesem das Idioplasma (Erbmasse, Keimplasma) je nach Umständen früher oder später, ferner reparabel (labil) oder irreparabel (stabil) modificirt werden. In der Botanik hat desshalb auch nicht die dualistische Ansicht von Weismann Beifall gefunden, die zwei besondere Plasmamassen annimmt, von denen die eine speciell die Erbmasse zu erhalten, die andere das Wachsthum und die übrigen vegetativen Leistungen zu vollbringen hat[2]).

Die Erfahrungen auf botanischem Gebiete ermöglichten bereits in der I. Aufl. dieses Buches (Bd. II, p. 160 ff.), ganz generell (für Meristeme und für Keimzellen) die fundamentalen Principien zu entwickeln, die diesmal weiter ausgemalt und illustrirt sind (vgl. auch diesen Bd. II, p. 3). Inzwischen war auf zoologischem Gebiete besonders die Entwickelungsphysiologie der Eizelle Gegenstand zahlreicher Studien, welche zugleich zu lebhaften Controversen führten, die allerdings zum guten Theil daraus entsprungen sind, dass bei der Interpretation von bestimmten Theorien ausgegangen wurde und dass öfters eine Einzelerfahrung zu weitgehend generalisirt wurde[3]). Fasst man nur die Thatsachen und das Wesen der Sache in das Auge, lässt man also alle Theorien und die mit diesen verketteten zahlreichen Kunstausdrücke und Definitionen bei Seite, so stimmen auch die zoologischen Forscher darin überein, dass die embryonalen Zellen eines Organismus je nach der Lage und den Gesammtbedingungen in specifischer Weise determinirt (inducirt) und ausgebildet werden. Die Differenzpuncte liegen also in der Interpretation der Thatsachen und beziehen sich zum Theil auf die Frage, ob die Zelle (oder der Zellcomplex), die im intacten Organismus und bei bestimmten Bedingungen stets in ganz bestimmter Weise ausgebildet wird, schon frühzeitig oder erst

1) B. Debski, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 656; Hegler, Bot. Centralbl. 1895, Bd. 64, p. 203; Strasburger, Histologische Beiträge 1893, Heft 5, p. 99; J. Richter, Flora 1894, p. 417.

2) Vgl. Bd. I, p. 49 sowie O. Hertwig, Die Zelle u. d. Gewebe 1898, II, p. 58 u. die hier citirte Lit.

3) Vgl. O. Hertwig, l. c. 1898, p. 58, 212; Zeit- und Streitfragen d. Biologie 1897, Heft 2; W. Roux, Programm u. Forschungsmethoden d. Entwickelungsmechanik 1897; H. Driesch, Analyt. Theorie d. organ. Entwickelung 1894, Resultate u. Probleme d. Entwickelungsphysiol. d. Thiere 1898 (Sep. a. Ergeb. d. Anatom. u. Entwickelungsgesch., herausgegeb. von Merkel u. Bonnet, Bd. 8 u. die an diesen Stellen cit. Lit.

späterhin einseitig determinirt (specificirt, characterisirt) wird, oder längere Zeit die Totalfähigkeit bewahrt. Da aber in dieser Hinsicht sich sogar die aneinanderstossenden Zellen sehr verschieden verhalten können, so handelt es sich hierbei nicht um eine principielle Differenz, sondern um eine zeitlich (quantitativ) verschiedene Ausführung der bezüglichen Operationen. Eine Entscheidung ist aber im allgemeinen leichter bei Pflanzen zu treffen, da die meisten thierischen Zellen nicht in solchem Maasse befähigt sind, aus sich einen ganzen Organismus zu reproduciren (II, 175). In den Discussionen sind zudem nicht immer in genügendem Maasse die Consequenzen beachtet, die sich als nothwendige Folgen einer labilen Induction ergeben, die je nach Umständen ganz oder auch gar nicht, leicht und direct oder auch nur mit Hilfe einer Uebergangsreaction eliminirbar ist (II, § 41). Bei der Interpretation der Regeneration (II, § 47) ist ferner zu beachten, dass stets der Erfolg eines correlativen Wirkens vorliegt, das nicht schlechthin die gesammte Befähigung der isolirten Zelle anzeigt. Demgemäss ist, wie die ausgezeichnete reproductive Thätigkeit der Pflanze lehrt (II, § 47), mit der allseitigen Befähigung der Zellen eines Gewebes noch nicht eine Regenerationsthätigkeit verknüpft. Obgleich nun factisch in den einzelnen Fällen eine quantitativ und auch qualitativ verschiedene Combination von Factoren maassgebend und thätig ist, so steht doch nichts im Wege, zur Kennzeichnung der Thatsache, dass eine Zelle (Zellcomplex, Anlage) unter den bestimmten Bedingungen eine ganz bestimmte morphologische und functionelle Ausgestaltung und Ausbildung ausführt und erreicht, von organbildenden Keimbezirken (His) oder von Mosaikarbeit (Roux) zu reden.

§ 43. Induction von Dorsiventralität.

Hat die allgemeine Physiologie auch nur die Fundamente darzulegen, so dürfte es doch zweckmässig sein, zur Erläuterung des Gesagten einige weitere Beispiele vorzuführen. Namentlich lehren die Erfahrungen über die Entstehung der morphologischen und anatomischen Dorsiventralität sehr schön, dass derartige Erfolge theilweise durch äussere, theilweise durch innere Bedingungen, und zwar sowohl durch stabile, als auch durch labile Induction erzielt werden (II, p. 167)[1]. Eine aitionome Dorsiventralität, die natürlich mit dem Auswachsen fixirt ist, liegt in allen den zahlreichen Fällen vor, in welchen durch eine bestimmt gerichtete (orientirende) Aussenwirkung die Production, oder die Ausbildung von Wurzeln, Sprossen, Haaren etc., oder der anatomische Bau auf den gegenüberliegenden Flanken in irgend einer Weise verschieden ausfallen. Wir haben bereits gehört, dass derartige Effecte besonders oft durch die orientirende Reizwirkung von Licht (II, p. 107) und Schwerkraft (II, p. 124), aber auch durch Contactreize, traumatische Reize u. s. w., sowie durch rein mechanische Hemmungen verursacht werden (II, § 35—39), also z. B. auch dann zu Stande kommen, wenn ein reactionsfähiges Organ durch autonome oder durch aitionome Richtungsbewegungen (II, Kap. XIII) in eine Lage gebracht wird, in welcher die orientirenden Reizwirkungen von Licht, Schwerkraft etc. zur Geltung kommen. Uebrigens wird den radiären Sprossen z. B. auch dann ein dorsiventraler Typus aufgedrängt, wenn an den plagiotropen Organen durch Orientirungsreize eine zweizeilige Blattstellung herbeigeführt wird. Natürlich kann umgekehrt aus einem

1) Morphologische Thatsachen bei Goebel, Organographie 1898, I, p. 53.

dorsiventralen ein radiäres Organ hervorgehen. Das geschieht z. B., wenn der Spross einer dorsiventralen Selaginella in den Sporangiumstand übergeht oder wenn sich bei dem sympodialen Aufbau einer Ulme etc. aus der dorsiventral angelegten Seitenknospe ein radiärer Hauptspross entwickelt[1]). Ferner können durch diffuse (allseitige) Reize, so gut wie neue formative Thätigkeiten, dorsiventrale Ausbildungen veranlasst oder auch, wie es der Vergleich von etiolirten Blättern und Flachsprossen u. s. w. (II, § 24) lehrt, dorsiventrale Anlagen fortgebildet und deutlicher werden. Ohnehin ist nicht zu vergessen, dass die physiologische Dorsiventralität nicht von einer sichtbaren morphologischen oder anatomischen Differenz begleitet sein muss (II, p. 83).



Fig. 24. *A* Brutknospe von Marchantia polymorpha mit den beiden Vegetationspuncten in den Buchten bei *v*. — *B* Aus den Vegetationspuncten (*v* in *A*) der Brutknospe *b* haben sich auf Wasser die Sprosse *s* mit den fortarbeitenden Vegetationspuncten *p* entwickelt. *a* die Zellen, die auf der Unterseite zu Rhizoiden *n* ausgewachsen sind; *m* die Abbruchsstelle des Stieles der Brutknospe. Vergrössert.

Ein schönes Beispiel für eine aitionome und fortwirkende Induction ist Marchantia polymorpha[2]). Die sehr ausgebildete Dorsiventralität (Fig. 24 *B*) lässt sich an dem Thallus dieser Pflanze nicht umkehren, weil das an sich isolaterale Urmeristem des Vegetationspunctes (Fig. 24 *B* bei *p*) in bestimmter Weise durch den dorsiventralen Thallus determinirt und dirigirt wird. Diese

1) Vgl. z. B. Goebel, l. c. p. 58.

2) Näheres Pfeffer, Arbeit. d. Bot. Inst. in Würzburg 1871, Bd. 1, p. 77. Die Verhältnisse wurden theilweise von Mirbel (Mém. d. l'Academ. d. Scienc. d. l'institut de France 1835, Bd. 13, p. 337) erkannt, der aber z. B. übersah, dass den Brutknospen selbst keine Dorsiventralität inducirt wird und der auch die maassgebenden inneren Factoren nicht präcisirte. Vgl. auch Pfeffer, Unters. a. d. Botan. Inst. zu Tübingen 1885, Bd. I, p. 528. — Ueber die Bedeutung des Lichts für das Auswachsen der Brutknospen u. für die Keimung der Sporen sowie über Etiolement siehe II, § 24. — Dass sich Lunularia ebenso verhält wie Marchantia, constatirten Leitgeb, Bot. Ztg. 1872, p. 766; Kny, Die Entwickelung d. Packeriaceen 1875, p. 12, Sep. a. Nova acta d. Leopoldin. Academ. Bd. 37; Vöchting, Jahrb. f. wiss. Bot. 1885, Bd. 16, p. 378.

Induction muss von dem unmittelbar anstossenden dorsiventralen Gewebe ausgehen, da sie an dem kleinsten abgetrennten Stück fortdauert und auch dann zur Geltung kommt, wenn an einem sehr kleinen Thallusstück[1]) eine oder einige Zellen zu einem Spross auswachsen. Dieser inneren Induction sind aber die Vegetationspuncte entzogen, die sich in den beiden Buchten der an sich isolateralen Brutknospe finden (Fig. 24 *A v*). In der That sind diese Vegetationspuncte isolateral, wie sich daraus ergiebt, dass immer diejenige Seite zur morphologischen Oberseite wird, die während des Auswachsens relativ am stärksten beleuchtet ist. Durch diese orientirende Wirkung ist schon 2—3 Tage nach der Aussaat und noch ehe in dem kleinen Spross eine anatomische Differencirung deutlich hervorgetreten ist, die nunmehr fortwirkende (inhärente) Dorsiventralität unverrückbar bestimmt.

In analoger Weise wird nach Leitgeb[2]) durch die einseitige Beleuchtung die Dorsiventralität in die aus den Sporen hervorwachsenden Sprosse von Marchantia und ebenso in die von Duvalia, Grimaldia und anderen Marchantiaceen inducirt. Aehnliche Beziehungen bestehen vielleicht auch bei den streng dorsiventral beblätterten Lebermoosen, bei denen in den bisherigen Versuchen durch eine stärkere Beleuchtung der Unterseite eine gewisse Abschwächung, aber keine Umkehrung der Dorsiventralität gelang[3]). Im näheren ist dann immer noch zu entscheiden, ob die Dorsiventralität sich auch bei allseitig gleicher Beleuchtung ausbildet, ob also die einseitige Beleuchtung nur räumlich orientirend wirkt, oder ob sie eine unerlässliche Bedingung für die Entstehung der Dorsiventralität ist. Letzteres scheint nach Versuchen von Czapek[4]) bei Marchantia der Fall zu sein, da sich aus der Brutknospe bei allseitig gleicher Beleuchtung (auf dem Klinostaten) im Laufe von 2—3 Monaten kleine schwächliche Pflänzchen von radiärem Bau entwickelten. Aus diesen Erfahrungen würde zugleich folgen, dass in diesem Ealle, wie es zu erwarten ist, das Zustandekommen der Dorsiventralität eine Bedingung für eine kräftige Entwickelung ist.

Dagegen ist die ausgezeichnete Dorsiventralität des Prothalliums der Farnkräuter die Folge einer localen Induction durch einseitige Beleuchtung. Denn die Thatsache, dass die Rhizoiden und die Sexualorgane an den Zuwachsstücken auf der anderen Seite erscheinen, dass die Dorsiventralität also umgekehrt wird, wenn man die auf Wasser schwimmenden Prothallien von unten beleuchtet, beweist, dass das schon differencirte Gewebe keinen entscheidenden determinirenden Einfluss auf den Neuzuwachs ausübt[5]). Damit ist nicht ein gewisser

---

1) Vöchting, Jahrb. f. wiss. Bot. 1885, Bd. 16, p. 378. Vgl. auch II, § 47.

2) Leitgeb, Die Keimung der Lebermoossporen in ihrer Beziehung zum Licht 1876, Sep. aus Sitzungsb. d. Wien. Akad. Bd. 74, Abth. 1. — Vgl. auch Goebel, Organographie 1898, I, p. 205.

3) Pfeffer, Arbeit. d. Bot. Inst. in Würzburg 1871, Bd. I, p. 94.

4) Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 261.

5) Leitgeb, Flora 1877, p. 174; 1879, p. 317; Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1879, Bd. 80, I, p. 201; Prantl, Bot. Ztg. 1879, p. 697. — Durch diese Studien wird die Annahme Bauke's (Bot. Ztg. 1878, p. 771; Flora 1879, p. 44; Sitzungsb. d. Brandenburg. Bot. Vereins 1879, p. 121) widerlegt, die Dorsiventralität werde allein durch die Schwerkraft inducirt. Nach Leitgeb (Ber. d. Bot. Ges. 1885, p. 169) entstehen an apogamen Prothallien auch die vegetativen Sprosse auf der Schattenseite. — Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Keimung der Farnsporen vgl. II, § 24.

dirigirender Einfluss ausgeschlossen, der vielleicht ausreicht, um bei völlig gleichmässiger Beleuchtung dem Neuzuwachs dieselbe dorsiventrale Orientirung aufzudrängen. Jedenfalls wird aber ein solches Streben, wenn es überhaupt besteht, schon durch die determinirende Wirkung eines geringen Helligkeitsunterschiedes überwunden. Da aber unter Umständen an demselben Zuwachsstücke auf beiden Seiten Rhizoiden und Sexualorgane auftreten, so ist nicht unwahrscheinlich, dass ein Prothallium unter völlig homogenen Aussenbedingungen als ein bilaterales (also nicht dorsiventrales) Gebilde gedeihen kann. Das ist thatsächlich bei Thuja der Fall, deren von Haus aus bilateralen Sprosssysteme ebenso gut fortkommen, wenn in ihnen nicht diejenige Dorsiventralität inducirt wird, die sie bei einseitiger Beleuchtung ausbilden.

Bei Thuja occidentalis (und ähnlichen Cupressineen) sind die in einer Ebene verzweigten, flach gedrückten Zweige mit schuppenförmigen angepressten Blättern bekleidet (vgl. Fig. 25 p. 184 bei *b*). Diese bilden 4 Zeilen, von denen je eine nach oben und nach unten schaut (Facialblätter), während jede Kante von einer Reihe reitender Blätter (Marginalblätter) besetzt ist. Der Querschnitt durch ein solches Zweiglein bietet in der Natur der Regel nach ähnliche anatomische Differenzen wie ein dorsiventrales Blatt, indem die nach unten (der Schattenseite) gewandte morphologische Rückenfläche (an den Marginalblättern also je nur die eine Blatthälfte) Spaltöffnungen besitzt, während in der dem Licht zugewandten Seite Pallisadenparenchym etc. ausgebildet ist. Diese Differencirung wird indess, wie Frank[1]) zeigte, durch die ungleiche Beleuchtung beider Flanken inducirt und demgemäss lässt sich durch die Umkehrung der Beleuchtung (schon durch Ueberdecken mit einem Tuche) eine Umkehrung der anatomischen Dorsiventralität erzielen. Diese Umkehrung kommt an dem Neuzuwachs voll zur Geltung, und selbst an den Blättern, deren Ausbildung zur Zeit der Umkehrung schon etwas vorgerückt war, macht sich der Reizeinfluss durch eine Abschwächung der Dorsiventralität bemerklich. Ein solcher Einfluss tritt begreiflicherweise am stärksten am Blattgrund hervor, da dieser in Folge des basipetalen Wachsens zur Zeit der Umkehrung weniger in der Entwickelung fortgeschritten war, als die Spitze des Blattes. Dass ohne eine Beleuchtungsdifferenz keine anatomische Dorsiventralität zu Stande kommt, lehren schon die in einer verticalen Ebene ausgebreiteten Zweige von Biota orientalis, die gewöhnlich nicht dorsiventral sind, bei einseitiger Beleuchtung aber ebenfalls die besagte anatomische Dorsiventralität ausbilden[2]). Die Erfahrungen an Thuja, Prothallien etc. beweisen zugleich, dass auch durch äussere Eingriffe eine sehr weitgehende labile anatomische oder physiologische Dorsiventralität veranlasst werden kann und dass man aus der Grösse des Gegensatzes keinenfalls auf eine inhärente Ursache schliessen darf. Soweit eine labile (locale) Dorsiventralität inducirt ist, haben die Pflanzentheile gegenüber Orientirungsreizen ein ähnliches Reactionsvermögen aufzuweisen, wie inhärent dorsiventrale Organe (II, Kap. XIII).

Die Sprosse von Thuja, Biota, Chamaecyparis sind auch insofern lehrreich, als sie zeigen, dass in ihnen und ebenso in den aus ihnen hergestellten

1) Frank, Jahrb. f. wiss. Bot. 1873—74, Bd. 9, p. 147; Pick, Bot. Centralbl. 1882, Bd. 11, p. 440; Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 268. — Anatomisches auch bei Klemm, Jahrb. f. wiss. Bot. 1886, Bd. 17, p. 499.

2) Pick, l. c.

Stecklingen[1]), durch die determinirende Wirkung des schon Differencirten die bilaterale Ausbildung continuirlich fortgebildet wird, nachdem diese Sprossform mit der progressiven Entwickelung allmählich an dem Sämling aufgetreten war, der zunächst radiär und mit allseitig abstehenden Nadeln besetzt ist. Andererseits wirken aber auch die radiären Seitensprosse der Keimlinge so energisch determinirend auf den Zuwachs, dass Stecklinge, die man aus diesen Seitensprossen herstellt, in dieser Form fortwachsen und die als Retinispora bekannten allseitig beblätterten Sträucher liefern[2]) (Fig. 25 *a*). Diese bewahren dann sogar ihre radiäre Gestaltung, wenn sie, was freilich selten der Fall ist, einzelne Blüthen und Samen produciren (Beyerinck, l. c. p. 524). Indess ist es nicht überraschend, dass zuweilen (wie es scheint häufiger bei älteren Retinispora-Pflanzen) einzelne oder auch zahlreichere bilaterale Thujasprosse auftreten (Fig. 25 bei *b*). Denn damit wird nur eine entsprechende Verschiebung in den maassgebenden determinirenden Constellationen angezeigt, also ein Vorgang, der oft zur Erzielung einer modificirten Wachsthumsthätigkeit und z. B. auch dann sich abspielt, wenn einmal eine Wurzel in einen Spross übergeht (II, § 40).



Fig. 25. Retinispora juniperioides Carr. = Biota orientalis Endl. Bei *b* Sprosse, die bilateral ausfielen. Vergr. 2/1.

Die Erfahrungen lehren, dass, wie man es mit Rücksicht auf das correlative Walten etc. erwarten muss, die aus einem Steckling erwachsende Pflanze durchaus nicht immer den speciellen Character des besonderen Sprosssystems einer Pflanze conservirt. Jedoch werden z. B. in der gärtnerischen Praxis die Epheubäumchen gewonnen, indem man radiäre Sprosse des Epheus als Stecklinge verwendet[3]). Ohne Frage werden aber durch kritische Studien auf diesem Gebiete noch viele interessante Thatsachen aufgedeckt werden.

Wie bei Thuja wird auch bei Taxus baccata, Abies pectinata, canadensis u. s. w. durch die plagiotrope Stellung der Seitensprosse zugleich die Reiz-

1) Mohl, Vermischte Schriften 1845, p. 22. — Vgl. dazu Frank, l. c. p. 183 Anmerk.

2) Beissner, Gartenflora 1879, p. 109; Handbuch d. Nadelholzkunde 1891, p. 35; Beyerinck, Bot. Ztg. 1890, p. 517; Goebel, Organographie 1898, I, p. 132.

3) Beyerinck, l. c. p. 535; Goebel, Organographie, p. 139. — Anderweitige Beispiele bei H. Hoffmann, Bot. Ztg. 1884, p. 214; Büsgen, Waldbäume 1897, p. 224; [de Vries, Die Mutationstheorie 1901, p. 32]. — Da naturgemäss auch der jeweilige Zustand für das fernere Verhalten entscheidend ist, so ist es z. B. verständlich, dass die aus den Blättern erzogenen Pflanzen von Begonia frühzeitiger zum Blühen kommen, wenn die Blätter blühreifen Pflanzen entnommen werden (cit. Goebel, Organographie 1898, I, p. 39). Auch fand Vöchting (Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 34, p. 102) eine verschiedene Reactionsfähigkeit an den zu verschiedenen Jahreszeiten angefertigten Stecklingen.

bedingung für die Ausbildung der aitionomen Dorsiventralität hergestellt. Denn die Laubknospen von Taxus etc. sind ihrer Anlage nach radiär und entwickeln sich zu einem radiären Spross, wenn sie, wie z. B. bei dem Ersatz des decapitirten Hauptsprosses, in eine verticale Lage kommen (II, Kap. XIII). In der plagiotropen Stellung wird dagegen einmal durch die Orientirungsbewegungen der Nadeln eine zweizeilige Anordnung der Blätter, ferner durch vermindertes Wachsthum (geringere Grösse) der zenithwärts stehenden Nadeln eine Anisophyllie[1]) und endlich eine gewisse Hypotrophie[2]) des Stengels hergestellt. In allen diesen Gestaltungen liegt indess nur eine locale Induction vor. Denn wenn man die Sprosse in umgekehrter Lage fixirt, so wird an den Neuzuwachsen auch die Dorsiventralität umgekehrt[3]). Dieser Erfolg tritt nach Frank schon im Dunkeln ein, jedoch wird vermuthlich unter den normalen Bedingungen die Wirkung der Schwerkraft durch die gleichsinnige Inductionswirkung des Lichtes[4]) unterstützt.

Die Dorsiventralität der einzelnen Nadelblätter von Taxus u. s. w. wird, wie bei den meisten Blättern, durch innere Ursachen determinirt, jedoch liegt in Thuja ein Beispiel für eine aitionome locale (labile) Induction vor. Bei dem Mangel von Spitzenwachsthum lässt sich aber nicht sagen, ob die autonome Determination (an den Neuzuwachsen) eine fortwirkende Induction bewirken würde, wie es bei dem fortwachsenden Blatte von Lygodium etc. der Fall ist. Ein solches Fortwirken kommt auch nicht bei den nur begrenzt wachsenden Blüthen in Betracht, deren Symmetrieverhältnisse in den meisten Fällen durch die inneren Ursachen determinirt werden. Indess werden nach Vöchting[5]) die radiär angelegten Blüthen von Epilobium angustifolium, Hemerocallis fulva, Clarkia pulchella u. s. w. erst durch die orientirende Reizwirkung der Schwerkraft dorsiventral ausgebildet, während bei Amaryllis formosissima u. a. die autonome Dorsiventralität je nach der Richtung des Schwerkraftreizes gesteigert oder vermindert wird.

Sobald die Anlage Spitzenwachsthum ausführt, ist, wie schon betont wurde, das Urmeristem der determinirenden Wirkung des neugeschaffenen characterisirten Complexes unterworfen. Falls diese fortwirkende Induction nicht auf grössere Distanz wirksam ist, wird ihr Einfluss durch die Einschaltung eines nicht dorsiventralen Stückes eliminirt werden. Das geschieht in der That bei der Formation der Brutknospen von Marchantia und wird vermuthlich bei

---

1) Frank, Bot. Ztg. 1868, p. 880 und Die natürl. wagerechte Richtung v. Pflanzentheilen 1870, p. 22; Kny, Bot. Ztg. 1873, p. 434; Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1893, Bd. 32, p. 267. — Ueber die Anisophyllie vgl. auch Meissner, Bot. Ztg. 1897, p. 203, 1901, p. 25.

2) Vgl. II, § 29 u. Czapek, l. c. p. 268.

3) Als Folge der Nachwirkung der inducirenden Bedingungen, unter welchen sich die Winterknospen ausbildeten, tritt nach Kny (l. c.) nicht sogleich die völlige Umkehrung der Anisophyllie ein, wenn die Winterknospen im Frühjahr in die umgekehrte Lage gebracht werden.

4) Vgl. Goebel, Organographie 1898, I, p. 215.

5) Vöchting, Jahrb. f. wiss. Bot. 1886, Bd. 17, p. 297; F. Hildebrand, Ber. d. Bot. Ges. 1886, p. 329 (Cleome); Goebel, l. c. p. 111. — Vermuthlich wird es auch Fälle geben, in denen die Beleuchtungsdifferenz determinirend wirkt. Ueber den Einfluss der diffusen Beleuchtung vgl. II, § 24.

Selaginella durch die Bildung des Sporangiumstandes erreicht. Wenn dann an einem Steckling[1]) der Sporangiumstand wiederum in einen Laubspross übergehen will, wird sich in diesem Augenblicke die fernerhin inhärente Dorsiventralität wahrscheinlich durch einen Aussenreiz (vermuthlich durch einseitige Beleuchtung) induciren lassen. Nach der Realisirung der stabilen Induction wirkt diese natürlich als eine innere Ursache fort und alle Seitensprossungen von Marchantia oder Selaginella erscheinen uns demgemäss inhärent dorsiventral. Also auch dann, wenn die Dorsiventralität (oder Verticibasalität etc.) zu den normalen Eigenschaften zählt, ohne die der Organismus vielleicht nicht existenzfähig ist, kann die primäre Induction der Dorsiventralität dennoch von einem Aussenreize abhängen. Im näheren wird dann in jedem Einzelfalle zu entscheiden sein, ob der Organismus die Dorsiventralität (allgemein die fragliche Eigenschaft) nicht ohne den determinirenden Aussenreiz erwirbt, oder ob diese Dorsiventralität unter allen Umständen ausgebildet wird und der Aussenreiz nur räumlich orientirend wirkt.

Wie üblich wird auch in Bezug auf die Symmetrieverhältnisse das gleiche Ziel durch eine verschiedene Combination von Factoren erreicht. Es ergiebt sich das aus dem Mitgetheilten und aus der speciellen Behandlung der Symmetrieverhältnisse bei Goebel[2]), auf die hier verwiesen werden muss. Erwähnt mag hier noch werden, dass z. B. die anisophyllen Sprosse von Goldfussia anisophylla (Wiesner 1868, l. c.) und Centradenia floribunda (Rosenvinge l. c.) inhärent, aber die von Goldfussia isophylla und Centradenia rosea local (aitionom) dorsiventral sind[3]). Letzteres ist auch bei Selaginella sanguinolenta (Goebel 1898, p. 90) der Fall, während sich bei Selaginella Krausiana u. a. die Dorsiventralität und die Anisophyllie durch einseitige Beleuchtung nur etwas abschwächen lassen (Pfeffer l. c.). Dagegen wird die Dorsiventralität vieler Lycopodiumarten wiederum durch Aussenreize (Licht) herbeigeführt (Goebel 1898, p. 90, 217). Licht und Schwerkraft veranlassen auch die nur locale Dorsiventralität der Sprosse von Hedera helix[4]). Jedoch ist nicht zu verkennen, dass häufig die sehr ausgesprochene Anisophyllie und die anderweitige Dorsiventralität der Seitensprosse, ebenso die Asymmetrie der Blätter inneren Ursachen entspringen. Dieses trifft auch für gewisse Blüthenstände zu, während andere Blüthenstände durch die Reizwirkung von Licht, Schwerkraft u. s. w. dorsiventral werden[5]). Ferner ist das im Schlamme vergrabene Rhizom von Nuphar luteum radiär, wird aber bei Zutritt des Lichtes dorsiventral[6]). Andere Beispiele für die Entstehung von

1) J. Behrens, Flora 1897, Ergsbd. p. 163.

2) Goebel, Organographie 1898, p. 71 ff. — Von Specialarbeiten nenne ich hier Wiesner, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1868, Bd. 58, I, p. 382; ibid. 1892, Bd. 101, I, p. 694; Ber. d. Bot. Gesellsch. 1895, p. 491; 1896, p. 180; Frank, Bot. Ztg. 1868, p. 873; Jahrb. f. wiss. Bot. 1873—74, Bd. 9, p. 185; Die natürl. wagerechte Richtung von Pflanzentheilen 1878, p. 34; Pfeffer, Arbeit. d. Bot. Inst. in Würzburg 1871, Bd. I, p. 77; Goebel, Bot. Ztg. 1880, p. 839; K. Rosenvinge, Rev. général. d. Botan. 1889, I, p. 53; Weisse, Ber. d. Bot. Gesellsch. 1895, p. 376; 1896, p. 96; Figdor, ebenda 1897, Generalvers. p. (70); Czapek, Flora 1898, p. 427.

3) Nach den Erfahrungen von Wiesner, Frank, Weisse fallen bei Horizontalstellung der Triebe die auf der Oberseite befindlichen Blätter vielfach etwas kleiner aus.

4) Sachs, Arbeit. d. Botan. Inst. in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 257; Czapek, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1895, Bd. 104, I, p. 41.

5) Goebel, Organographie 1898, I, p. 116; H. Ricome, Annal. d. scienc. naturell. 1899, VIII. sér., Bd. 7, p. 293.

6) Račiborzki, Flora 1894, p. 32; Goebel, Organographie 1898, I, p. 198.

Dorsiventralität durch den Einfluss von Licht, Schwerkraft, Druck etc. sind schon früher (II, § 24, 29, 37) mitgetheilt. Auch ist einleuchtend, dass durch äussere Eingriffe einem jeden wachsenden Organ eine gewisse Abweichung von den normalen Symmetrieverhältnissen aufgedrängt werden kann.

In Bezug auf die Lebermoose sind in diesem Paragraphen ausgezeichnete Beispiele für die Induction einer fortwirkenden Dorsiventralität mitgetheilt. Bei den Sprossen der verschiedenen Laubmoose finden sich augenscheinlich alle Abstufungen von einer localen bis zu einer stabilen Induction der Dorsiventralität. Auch bei dem Zustandekommen der Dorsiventralität der Sporogoniums scheinen Aussenreize (wohl zumeist das Licht) mehr oder weniger bedeutungsvoll mitzuwirken[1]).

Beobachtungen über den Einfluss des Lichtes und anderer Factoren auf die Symmetrieverhältnisse der Algen finden sich bei Berthold, Jahrb. f. wiss. Bot. 1882, Bd. 13, p. 569; Noll, Arbeit. des Würzburger Instit. 1888, Bd. II, p. 472; Reinke, Ueber Caulerpa 1899, p. 57; Goebel, Organographie, p. 204; vgl. auch dieses Buch II, § 24. Einige Notizen über Pilze sind in II, § 24, 37 mitgetheilt. Die Beobachtungen Stahl's[2]) an Endocarpon ergaben einen bemerkenswerthen Einfluss der einseitigen Beleuchtung auf die Gestaltung dieser Flechte, und es wäre von Interesse, die inneren und äusseren Determinationen an diesen Symbionten näher zu verfolgen.

§ 44. Induction der Verticibasalität.

Während bei dem allseitig radiären (kugeligen, apolaren) Pleurococcus eine bestimmte Hauptachse fehlt, tritt eine solche in dem noch äquipolar gebauten Faden von Spirogyra, Bacillus, Spirillum etc. auf. Mit der Differencirung von Spross- und Wurzelsystem, überhaupt in den meisten Pflanzen wird aber bekanntlich ein inäquipolarer Aufbau (Verticibasalität, Bipolarität) hergestellt, der auch den Seitensprossungen zukommt, an denen Spitze und Basis in Bezug auf den Ursprungsort orientirt sind[3]). Jedenfalls muss aber, so gut wie hinsichtlich der Dorsiventralität (transversalen Polarität) in jedem einzelnen Falle ermittelt werden, ob die inäquale oder die äquale Polarität durch innere oder äussere Ursachen inducirt wird und ob eine labile oder stabile Polarität vorliegt.

Die Ausgestaltung und Polarität in den Zuwachsstücken von Spross, Wurzel etc. wird aber, wie wir gehört haben (II, § 40—42), durch die determinirende Wirkung des schon Differencirten auf das an sich äquipotentielle Urmeristem erzielt, gleichviel ob diesem eine radiäre, eine labile oder eine stabile Dorsiventralität inducirt wird. In dem Urmeristem kann auch nicht eine inhärente Polarität bestehen. Denn würden die Zellen etwa wie die Schwärmzellen von Chlamidomonas stabil verticibasal und dementsprechend an dem Spross und an der Wurzelspitze orientirt sein, so würde der Vegetationspunct der Wurzelspitze nicht direct in den Vegetationspunct eines Sprosses übergehen können (II, p. 166).

1) Wichura, Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 197; Goebel, Flora 1895, p. 459; 1896, p. 480; Organographie 1898, I, p. 202; Correns, Botanische Festschrift für Schwendener 1899, p. 395.

2) Stahl, Beitr. z. Entwickelungsgesch. d. Flechten 1877, II, p. 18.

3) Vgl. Bd. I, § 6; II, § 2, 40. Näheres über Symmetrieverhältnisse bei Goebel, Organographie 1898, I, p. 53 und mit Bezug auf animalische Organismen z. B. bei R. Hertwig, Lehrb. d. Zoologie 1897, IV. Aufl., p. 107.

Dass ferner keine inhärente dorsiventrale (transversale) Polarität vorhanden ist, folgt z. B. aus der Thatsache, dass dieselbe Gruppe von Cambiumzellen, je nach den determinirenden Bedingungen, eine Spross- oder eine Wurzelanlage producirt.



Fig. 26. Salix spec. Von den beiden Zweigstücken wurden *A* in normaler, *B* in inverser Stellung an dem Faden *f* aufgehängt und im Dunkeln zum Austreiben gebracht. Auch in der inversen Stellung (*B*) sind die Sprosse an dem Sprosspol *s*, die Wurzeln an dem Wurzelpol *w* entwickelt.

Mit der Ausbildung und Differencirung für bestimmte functionelle Aufgaben werden allmählich bestimmte Eigenschaften, unter diesen auch eine gewisse polare Differenz fixirt, die, wenn sie nicht direct sichtbar ist, an Spross, Wurzel etc. gewöhnlich durch die Lenkung der productiven Thätigkeit bemerklich wird. Es tritt dieses besonders nach der Zerlegung durch Querschnitte hervor, indem an jedem einzelnen Stück die zweckentsprechend gelenkte Ersatzthätigkeit dahin zielt, das Fehlende zu ergänzen (II, § 45 bis 47). Dementsprechend wird sowohl in dem Spross, als auch in dem Wurzelstück an dem normalerweise zenithwärts gewandten Ende (also bei dem Spross an dem acroskopen, bei der Wurzel an dem basiskopen Ende) vorwiegend die Production oder das Auswachsen von Sprossen, an dem erdwärts gewandten Ende die Production von Wurzeln angestrebt (vgl. II, p. 192) (Fig. 26). Zur Kennzeichnung dieser Thatsache kann man mit Vöchting, dem wir die Kenntniss dieser Verhältnisse verdanken, an jedem Theilstück einen Spross- und einen Wurzelpol unterscheiden, und zur Veranschaulichung der Beziehungen darf man immerhin an einen Magneten denken, der nach dem Zerbrechen an jedem Stück einen Nord- und einen Südpol aufzuweisen hat. Uebrigens ist ein Spross (für die Wurzel gilt dasselbe) derart beschaffen, dass er in umgekehrter Richtung nicht oder doch nicht gleich gut den Verkehr und die correlativen Wechselwirkungen zu unterhalten vermag, wie sich aus den Versuchen ergiebt, in welchen dafür gesorgt war, dass der Sprosspol das Wurzelsystem, der Wurzelpol das beblätterte Sprosssystem entwickelte (II, p. 192).

Vermuthlich wird es jedoch, insbesondere unter den Pflanzen ohne oder mit geringer Gewebedifferencirung, zahlreiche Beispiele geben, in denen ein ausgewachsenes Sprossstück auch in umgekehrter Richtung als ein zureichendes Bindeglied zwischen Spross- und Wurzelsystem zu functioniren vermag. Dieses trifft nach Noll[1]) bei der einzelligen Bryopsis muscosa zu (Fig. 27), deren Sprossgipfel und oberste Fiederstrahlen nach dem umgekehrten Einpflanzen und Fixiren in Sand sich in ein Wurzelsystem verwandeln, während aus den älteren Fiederstrahlen, aus dem basalen Theil des Sprosses oder auch aus dem ursprünglichen Wurzelsystem der gefiederte Spross gebildet wird. Ferner ist ohne Frage keine inhärente Verticibasalität in Spirogyra und in solchen Algen vorhanden, die, so lange sie frei herumschwimmen, äquipolar sind, unter bestimmten Bedingungen aber als Haftmittel Rhizoiden produciren (II, p. 151). Uebrigens ist nicht zu vergessen, dass die Umwandlung des Vegetationspunctes einer Wurzel in einen Spross (und umgekehrt) gelegentlich auch bei Blüthenpflanzen vorkommt und bei diesen nur desshalb zumeist vermieden ist, weil das schon Differencirte sehr energisch determinirend wirkt.



Fig. 27. A Aufrecht gewachsene Pflanze von Bryopsis muscosa. — B Spitze einer umgekehrten Pflanze, die sich in Rhizoiden umgewandelt hat. Die nichtschraffirten Theile kennzeichnen das nach dem Umkehren Hinzugewachsene, die schraffirten Partien das zur Zeit der Umkehrung Vorhandene; w Rhizoiden; k Sandkörnchen; b Blattfiedern; s Stammspitze. (Nach Noll.)

Nach dem soeben Mitgetheilten kommt also den Organen der Blüthenpflanzen eine (relativ) stabile, den Organen von Bryopsis eine labile Verticibasalität zu. Da diese sicherlich auch an den Keimpflänzchen von Bryopsis umkehrbar sein wird, so muss dahingestellt bleiben, ob die Verticibasalität in den bipolaren Schwärmern dieser Alge[2]) vollkommen stabil ist. Auch ist noch nicht untersucht, ob z. B. bei den vegetativen Schwärmsporen von Oedogonium u. s. w., die sich normalerweise mit dem Keimfleck festsetzen und aus diesem also die Haftorgane entwickeln, mit dieser sichtbaren inäqualen Polarität auch eine stabile physiologische Verticibasalität verknüpft ist. Dieses ist offenbar bei

1) Noll, Arbeit. d. Bot. Inst. z. Würzburg 1888, Bd. 3, p. 468. Aehnliche Erfolge wurden auch mit Caulerpa prolifera erzielt Noll, l. c. p. 470; J. M. Janse, Jahrb. f. wiss. Bot. 1890, Bd. 21, p. 237; P. Klemm, Flora 1893, p. 460. [H. Winkler, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 449; Noll, Bericht. d. Botan. Gesellsch. 1900, p. 445. Die Induction wird wesentlich durch Licht verursacht.]

2) Pringsheim (1871), Gesammelte Abhandlg. 1895, I, p. 115.

Euglena, Chlamidomonas u. s. w. der Fall, deren Bipolarität augenscheinlich autonom, d. h. Hand in Hand mit der Vermehrung (Zelltheilung) determinirt wird.

Dagegen wird die (stabile?) Verticibasalität des Prothalliums von Equisetum (limosum, variegatum) nach Stahl[1]) durch die Lichtrichtung und zwar in der Weise inducirt, dass sich bei dem Keimen der Spore die erste Scheidewand senkrecht auf die Richtung der Lichtstrahlen stellt und damit auf der Schattenseite die Zelle für das erste Rhizoid (*r* Fig. 28), auf der Lichtseite aber die sich zum Prothallium (*p*) entwickelnde Zelle determinirt wird. Die Realisirung dieser Determination ist eine Bedingung für eine gedeihliche Fortentwickelung (vgl. II, p. 182), die demgemäss gestört wird, wenn das Keimen bei allseitig gleicher Beleuchtung stattfindet.

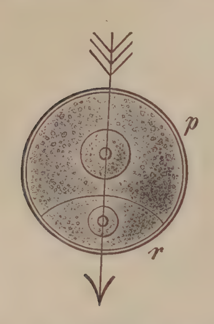


Fig. 28. Gekeimte Equisetumspore schematisch. Die Lichtrichtung ist durch den Pfeil angegeben. (Nach Stahl.)

Unter den Sporen dürften sich wohl vielfach solche finden, deren Protoplast apolar oder doch nur labil polar ist. Dieses würde auch dann noch der Fall sein, wenn durch die Beschaffenheit der Aussenhaut normalerweise ein Hervorbrechen des Keimschlauches an einer bestimmten Stelle und damit die Induction einer bestimmt gerichteten Polarität verursacht wird. Ein solches Verhältniss besteht offenbar auch bei den Pollenkörnern, da diejenigen, deren Exinium allseitig mit Durchlassstellen versehen ist, die also nach verschiedenen Richtungen Pollenschläuche senden können, beweisen, dass der Protoplast des reifen Pollenkornes keine fest bestimmte Polarität besitzt.

In den Eizellen von Fucaceen, die erst nach dem Ausstossen aus der Mutterzelle befruchtet werden, scheint allgemein zur Determinirung von Spross und Rhizoid, die auch hier durch die erste Theilungswand markirt werden, die Mithilfe eines Orientirungsreizes nicht nothwendig zu sein. Jedoch besteht in den Eiern von Pelvetia caniculata und Ascophyllum nodosum keine stabile Polarität, da nach Rosenvinge[2]) bei einseitiger Beleuchtung der Sprosspol immer auf der Lichtseite ausgebildet wird. Die Eier von Fucus serratus müssen aber nach den bisherigen Erfahrungen als inhärent polar bezeichnet werden, da Rosenvinge eine Abhängigkeit der Differencirungsrichtung von äusseren Einflüssen nicht nachzuweisen vermochte.

---

1) Stahl, Ber. d. bot. Gesellsch. 1885, p. 34; Buchtien, Biblioth. botanic. 1887, Heft 8; Kny, Ber. d. bot. Gesellsch. 1896, p. 378. Vgl. II, p. 48, wo die Verlegung der Theilungswand durch Druckwirkung mitgetheilt ist.

2) K. Rosenvinge, Rev. généra. d. Bot. 1889, Bd. I, p. 126. — B. Farmer u. J. L. Williams (Philosoph. transact. 1898, Bd. 190, p. 641) halten es für fraglich, ob das Licht einen solchen orientirenden Einfluss hat. — Uebrigens ist noch nicht entschieden, ob nicht bei gewissen Arten die Sauerstoffvertheilung oder andere Factoren als determinirender Reiz wirken. Auch wäre es möglich, dass durch Ort und Richtung des Eintritts des Samenfadens in das morphologisch radiäre Ei (vgl. Behrens, Ber. bot. Ges. 1886, p. 92; Strasburger, Botan. Practic. II. Aufl., p. 401) eine polare Induction bewirkt wird. Vgl. hierüber Roux, Archiv f. mikroskop. Anatom. 1887, Bd. 29, p. 157. [H. Winkler, Ber. d. bot. Gesellsch. 1900, p. 297. Bei Cystoseira barbata inducirt die einseitige Beleuchtung die fernerhin inhärente Polarität.

Auch bei den Filicineen[1]) ist es nicht gelungen, die feste Orientirung des Embryos in Bezug auf das umschliessende Archegonium durch Aussenreize zu modificiren, während Leitgeb[2]) bei der Rhicocarpee Marsilia durch Schwerkraft wenigstens eine gewisse Verschiebung erzielte. Die erste Theilungswand in der Eizelle von Marsilia ist allerdings insofern fest bestimmt, als sie immer mit der Längsachse des Archegoniums zusammenfällt, wird aber so verschoben (gedreht), dass sie immer senkrecht gegen das Loth gerichtet ist, wenn man das Archegonium in irgend eine horizontale Lage bringt. Da nun stets aus der zenithwärts liegenden Theilhälfte der Spross, aus der erdwärts gewandten die Wurzel (unter bestimmter Richtung gegen die Längsachse des Archegoniums) hervorgeht, so besteht also in der Eizelle (in den bezeichneten Grenzen) keine inhärente Polarität. Ob eine feste autonome Polarität der Eizelle der Filicineen zukommt, muss aber desshalb unentschieden bleiben, weil man nicht wissen kann, ob und in wie weit von dem Archegonium und Prothallium eine bestimmt determinirende Wirkung ausgeht. Ebenso ist noch unbekannt, ob die im Embryosack angeheftete Eizelle der Blüthenpflanzen schon in sich polarisirt oder, wie eine Urmeristemzelle, allseitig radiär ist und so wie ein Seitenspross (also auch wie die vegetativen Embryonen von Funkia etc.) durch die Wechselwirkung mit der Anheftungsstelle und in Bezug auf diese determinirt und orientirt wird. Jedenfalls ist es bis dahin nicht gelungen, die normale Orientirung des Embryos durch die Schwerkraft oder durch andere Eingriffe zu verändern[3]).

Die p. 186 erwähnte Polarität macht sich bei den höheren Pflanzen, aber auch bei Marchantia und manchen niederen Pflanzen mehr oder minder deutlich dann bemerklich, wenn man die Sprosse, Wurzeln etc. unter allseitig gleichen Aussenbedingungen, z. B., wie es Vöchting that, in einem dampfgesättigten Raum hält[4]). Unter diesen Umständen wird an den umgekehrt aufgehängten Sprossen (Fig. 26 *B*, p. 188) bei manchen Pflanzen der polare Gegensatz kaum alterirt, bei anderen aber etwas abgeschwächt. Eine gewisse Reizwirkung der Schwerkraft tritt ausserdem darin hervor, dass an den horizontal gehaltenen Sprossen am acroskopen Ende das Auswachsen der Knospen auf der zenithwärts gewandten Flanke, am basiskopen Ende die Production der Wurzeln auf der erdwärts schauenden Seite gefördert wird (II, p. 124; über einseitige Lichtwirkung vgl. II, p. 107)[5]).

---

1) Leitgeb, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1879, Bd. 80, I, p. 201; Heinricher, Mittheil. a. d. botan. Institut zu Graz 1888, Heft 2, p. 239.

2) Leitgeb, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1878, Bd. 77, I, p. 222. Abbildg. z. B. bei Goebel, Grundz. d. System. u. Morphol. 1882, p. 259. — Ueber den Einfluss d. Schwerkraft auf das Froschei vgl. O. Hertwig, Zelle u. Gewebe 1898, II, p. 95. — Die isolirten Zellen mit excentrischer Lage des Schwerpunctes nehmen natürlich im Wasser eine dementsprechende Lage ein.

3) Vöchting, Jahrb. f. wiss. Bot. 1885, Bd. 16, p. 393; B. Schmid, Botan. Centralbl. 1894, Bd. 58, p. 1.

4) Literatur: Vöchting, Organbildung im Pflanzenreich 1878, I. Theil; 1884, II. Theil; Bot. Ztg. 1880, p. 593; Jahrb. f. wiss. Bot. 1885, Bd. 16, p. 370 (Marchantia) u. 1899, Bd. 34, p. 36; Transplantation am Pflanzenkörper 1892; Fr. Darwin, Linnean Soc. Journ. 1880, Bd. 18, p. 407 (Rubus); J. H. Wakker, Bot. Centralbl. 1887, Bd. 32, p. 238; N. J. C. Müller, Ber. d. bot. Gesellsch. 1885, p. 159; Kny, Ber. d. bot. Ges. 1889, p. 201; Rechinger, Verh. d. zool. bot. Ges. in Wien 1893, p. 310; Prunet, Rev. général. d. Bot. 1893, Bd. 5, p. 49 (Kartoffel).

5) Nach Vöchting (l. c. 1878, I, p. 26), Kny (l. c. p. 201), Rechinger (l. c. p. 327)

Naturgemäss kann z. B. auch durch localisirte Einschränkung der Wasser- oder Sauerstoffzufuhr die Productionsstätte der Wurzeln von dem Wurzelpol gegen den Sprosspol hin verschoben werden. Ausserdem können auch innere Factoren die durch die inhärente Polarität angestrebte Productionsthätigkeit modificiren. So hat die begünstigte Productionsfähigkeit der Knoten oft zur Folge, dass zunächst an diesen Wurzeln oder Knospen entstehen (Vöchting, l. c. I, p. 15; II, p. 59, 130). Ausserdem treibt nicht selten die kräftigere (entwickelungsfähigere) Knospe auch dann zuerst aus, wenn sie ferner vom Sprosspol steht (Vöchting, l. c. I, p. 242).

Durch die besonderen inneren Bedingungen wird es auch verursacht, dass an Stücken von Blättern und ebenso von Sprossen mit begrenztem Wachsthum an dem basiskopen Ende nicht nur die Wurzeln, sondern auch die Sprosse entstehen[1]). Es ist das eine durchaus zweckentsprechende Reactionsthätigkeit, weil ein Blattstück wohl nicht geeignet sein dürfte, in zureichender Weise den Verkehr und die Wechselwirkungen zwischen den Sprossen und Wurzeln zu unterhalten. Durch die Unterbrechung der normalen Wechselwirkungen werden aber thatsächlich an abgeschnittenen Pflanzentheilen die besprochenen Reizreactionen veranlasst. Denn die Erfahrung lehrt, dass schon die Wegnahme eines Rindenringes, sofern damit eine völlige Unterbrechung der Siebtheile herbeigeführt wird, denselben Erfolg hat wie die völlige Durchschneidung des Organes[2]).

Umkehrungsversuche. Offenbar vermag auch der Stengel (ebenso die Wurzel) den Verkehr und die Beziehungen zwischen Wurzelsystem und Sprosssystem nicht gleich gut in umgekehrter Richtung zu unterhalten, obgleich Wasser- und Nährstoffe normalerweise aufwärts und abwärts geleitet werden (I, Kap. VI und X). Denn wenn man an einen umgekehrt eingepflanzten Zweigstücke erzielt hat, dass der ursprüngliche Sprosspol das Wurzelsystem, der Wurzelpol aber das Sprosssystem trägt, so pflegen diese Stecklinge nicht gut zu gedeihen und gehen häufig mit der Zeit zu Grunde[3]). Wie sich aus der kritischen Behandlung der Literatur bei Vöchting (l. c.) ergiebt, ist es auch fraglich, ob sich jemals ein umgekehrt eingepflanzter Baum (dessen Wurzelsystem also das Sprosssystem erzeugt hatte) auf die Dauer am Leben erhielt. Vermöge der inneren Polarität sind aber die umgekehrt eingepflanzten Stengel bestrebt, aus dem im Boden steckenden Sprosspol neue Triebe zu entwickeln. Als, unter Entfernung dieser Triebe, Kny[4]) während 4 Jahren die umgekehrt eingepflanzten Sprosse von Ampelopsis hederacea und Hedera helix cultivirte, ergab das Reactionsvermögen, dass die ursprüngliche Polarität sich erhalten hatte, dass also auch keine Umkehrung in dem Holze und der Rinde eingetreten war, die in der umgekehrten Lage durch das Dickenwachsthum gebildet worden waren.

Polarität der Zelle. Die besprochenen polaren Reactionen und Productionen sind durch die Verschiedenheit der determinirenden Wirkungen bedingt, die an dem Sprosspol und Wurzelpol auf die productionsfähigen embryonalen Zellen ausgeübt werden. Es folgt dieses schon daraus, dass das Urmeristem (das embryonale

---

wird die Callusbildung zumeist am basiskopen Ende aus inneren Ursachen gefördert. Dagegen fand Tittmann (Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 193) an Zweigstücken von Populus pyramidalis keine derartige polare Differenz, constatirte aber, dass schon eine geringe Druckdifferenz als Hemmungsreiz wirkt (II, p. 154).

1) Vöchting, l. c. 1878, p. 92; Bot. Ztg. 1880, p. 603; Transplantat. p. 30; Jahrb. f. wiss. Bot. 1885, Bd. 16, p. 387 (Hutstiel von Marchantia).

2) Vöchting, l. c. 1878, I, p. 40 etc.; 1884, p. 119. Vgl. ferner Bd. I, p. 590 u. ibid. Fig. 67. — Anderweitige Versuche über Ringelungen bei Czapek, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1897, Bd. 106, I, p. 161. — Ueber den Einfluss von Beugungen vgl. II, p. 149, 154.

3) Versuche und Lit. bei Vöchting, Organbildung 1878, I, p. 198.

4) Kny, Ber. d. bot. Gesellsch. 1889, p. 201.

Gewebe) an sich äquipotentiell ist (II, p. 187) und wird im speciellen dadurch erwiesen, dass man durch das Zerschneiden jede beliebige Stelle des Stengels (oder der Wurzel) zum Sprosspol oder Wurzelpol machen und damit veranlassen kann, dass bestimmte Meristemzellen entweder Sprosse oder Wurzeln produciren. Wenn somit nach allen diesen Erfahrungen in der äquipotentiellen Urmeristemzelle keine unabänderlich fixirte Polarität (Verticibasalität oder Dorsiventralität) besteht, so bleibt damit zunächst unentschieden, ob die embryonale Zelle an sich allseitig radiär (apolar) ist oder ob ihr durch Selbstbestimmung eine labile, durch dirigirende Einflüsse orientirbare Polarität zukommt (vgl. II, § 40). In beiden Fällen wird aber schon in den Meristemen durch die Wechselwirkung mit dem schon Differencirten ein bestimmter, local verschiedener Inductionszustand (II, § 42) und somit eine bestimmt gerichtete Polarität bestehen. Es ist sogar möglich, dass diese schon von den Urmeristemzellen mit einer geringeren oder grösseren Energie festgehalten wird, wie das z. B. auch bei der asomatophytischen Spirogyra der Fall ist, in welcher einer jeden neu entstehenden Zelle aus inneren Ursachen eine bestimmt gerichtete Hauptachse aufgedrängt wird. Trotzdem ist bei Spirogyra nur eine labile Polarität vorhanden, denn wenn durch einen Gipsverband das Längenwachsthum des Fadens mechanisch unmöglich gemacht wird, sieht man zuweilen an Stellen, an welchen freier Raum zur Verfügung steht, die Seitenwandung auswachsen und einen Faden bilden, dessen Hauptachse also um 90° gegen die Mutterzelle verschoben ist[1]).

Ebensogut wie durch eine stabile kann also die embryonale Zelle durch eine labile Determination mit besonderen Eigenschaften und Reactionsfähigkeiten ausgestattet sein, die, so lange der Inductionszustand dauert, fortbestehen. Man kann desshalb im speciellen nicht aus Reactionen, die auf eine polare Eigenschaft der Zelle hinweisen, auf eine invariabel orientirte, inhärente Verticibasalität der embryonalen Zelle schliessen, wie es Vöchting[2]) auf Grund der interessanten Erfahrung thut, dass bei der Transplantation eine erfolgreiche Vereinigung nur dann eintritt, wenn die Zellen in normaler Richtung auf einander treffen, wenn also z. B. zwei Stengelstücke so an einander gesetzt werden, dass der Sprosspol des einen auf den Wurzelpol des anderen trifft.

Wenn wir auf Grund der Gesammterfahrungen der Meristemzelle, die wir bis dahin als eine Einheit behandelten, eine labile Polarität zuschreiben müssen, so ist damit ganz unbestimmt gelassen, durch welche Eigenschaften und Veränderungen im Protoplasten die Polarität bestimmt und modificirt wird. Es ist also möglich, aber nicht nothwendig, dass der Protoplast selbst unveränderlich polar ist

---

1) Nach unveröffentlichten eigenen Beobachtungen. Ueber das Eingipsen von Spirogyra etc. vgl. Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1893, p. 240, 385.

2) Vöchting, Transplantation 1892, p. 149. Ueber die Pfropfversuche u. das Betreben der Zellen, durch entsprechendes Wachsthum ein Zusammentreffen der ungleichnamigen Pole zu erzielen, vgl. II, § 49. Uebrigens tritt z. B. bei Copulation der verticibasalen Schwärmzellen die Vereinigung an den gleichnamigen Polen ein. — Vöchting hat nur mit Meristemzellen gearbeitet, die unter dem inducirenden Einfluss der mit ihnen verbundenen differencirten Gewebe standen. Die bestimmte Determination hat z. B. auch zur Folge, dass ein Rindenlappen auf seiner Innenseite Xylem neubildet, während die Cambialzellen factisch nicht nur nach aussen, sondern auch nach innen hin Phloëm produciren können. Vgl. Vöchting, l. c. p. 146; Beyerinck, Wurzelknospen u. Nebenwurzeln 1886, p. 11; Frank, Krankheit. d. Pflanzen 1894, II. Aufl., Bd. I, p. 70. [Nach Miehe, Flora 1900, p. 113 lässt sich durch verschiedene Mittel (Centrifugalwirkung, Wundreiz) erzielen, dass in Blättern von Monocotylen die Spaltöffnungsmutterzelle nicht, wie normal, an dem acroskopen, sondern an dem basiskopen Ende der Zellen abgeschnitten werden.]

und in Folge von Orientirungsreizen (analog wie eine freilebende Euglena) innerhalb der starren Zellhaut die Lage seiner fixen Symmetrieachse selbstthätig verschiebt. Eine Verschiebung der Polarität könnte aber auch ohne Wendung des Gesammtkörpers, durch die Modification der inneren Constellation erzielt werden. Letzteres ist augenscheinlich der Fall, wenn der Schwärmer eines Myxomyceten durch die Ausgestaltung von Cilien die Existenz einer variabeln Polarität anzeigt, und es ist nicht unwahrscheinlich, dass z. B. die Verschiebungen (Inductionen) der Polarität in Spirogyra und in embryonalen Zellen der höheren Pflanzen in erster Linie durch die Modification der inneren Constellationen erzielt werden.

Ursprung der Polarität. So gut wie die direct sichtbaren, kennzeichnen auch die erst durch eine Reaction nachweisbaren Polaritäten bestimmte Eigenschaften, die in verschiedener Weise zu Stande kommen und theilweise autonomen, theilweise aitionomen Ursprungs sind. Da aber in sehr vielen Fällen die Determination durch innere Ursachen unzweifelhaft in die Augen springt, so ist schwer zu verstehen, wie Sachs[1] zu der Ansicht kommen konnte, die besprochene physiologische Verticibasalität werde allein durch die verticale Stellung der Pflanzenorgane, durch den Einfluss der Schwerkraft (und theilweise des Lichtes) verursacht. Thatsächlich lehren schon die Zweige der Hängebäume[2], sowie Sprosse, die zwangsweise in umgekehrter Lage[3] gehalten werden, dass sich trotz der inversen Wirkung der Schwerkraft die Verticibasalität in demselben Sinne gestaltet, wie an anderen Sprossen. Da aber allgemein Organe von gleicher morphologischer Dignität in verschiedener Weise ausgebildet und für verschiedene Ziele und Zwecke nutzbar gemacht werden, so ist es nicht auffallend, dass zwar nicht die positiv geotropischen Zweige der Trauerbäume, wohl aber die positiv geotropischen Rhizome von Yucca und Cordyline[4]) mit der den normalen Wurzeln zukommenden Verticibasalität ausgestattet sind, die sich bei Yucca mit dem Uebergang in negativ geotropische Sprosse ebenso ändert, wie bei Wurzeln, die sich in Sprosse verwandeln. Uebrigens hängt die geotropische, sowie auch die heliotropische u. s. w. Reactionsfähigkeit von Qualitäten ab, die sich unabhängig von einander und ebenso unabhängig von der Polarität und der bestimmten Richtung der Polarität ausbilden und verändern können (II, p. 167). Wie in jedem Falle haben wir auch hinsichtlich der Polaritäten und der Symmetrieverhältnisse zunächst mit den derzeit vorhandenen Pflanzen und mit den diesen zukommenden Eigenschaften zu rechnen, die durch ihre Existenz nicht verrathen, wie sie im phylogenetischen Sinne entstanden sind. Man kann desshalb nicht ohne weiteres wissen, in welchen Fällen und in wie weit die Schwerkraftwirkungen bei der phylogenetischen Ausbildung der polaren Qualitäten mitwirkten[5]).

---

1) Sachs, Arbeit. d. Botan. Inst. in Würzburg 1880, Bd. II, p. 469, 484 u. s. w. — Vgl. die Entgegnungen von Vöchting, Bot. Ztg. 1880, p. 593; Organbildung 1884, Heft 2, p. 95, 188. — Die Ansicht von Sachs hängt theilweise zusammen mit der unhaltbaren Theorie der organbildenden Stoffe vgl. II, § 54.

2) Vöchting, Bot. Ztg. 1880, p. 598, 605; Organbildung 1884, II, p. 95, 188. Analoges für horizontal wachsende Rhizome, Kartoffelknollen u. s. w. Vgl. Vöchting, l. c. und Bibliotheca botanica 1887, Heft 4, p. 40.

3) Vöchting 1884, l. c. p. 132; Transplantation 1892, p. 34.

4) Sachs, l. c. 1880, p. 475; Vorlesungen über Pflanzenphysiol. II. Aufl., 1887, p. 536; Vöchting, Bot. Ztg. 1880, p. 601; Organbildung 1884, II, p. 188.

5) Vgl. auch Vöchting, Transplantation 1892, p. 158.

Abschnitt II.

Correlation und Reproduction.

§ 45. Allgemeines über Correlationsvorgänge.

Mit der Arbeitstheilung wird es, wie schon Band I, § 4 hervorgehoben wurde, nothwendig, dass durch die innere Verkettung und wechselseitige Beeinflussung in selbstregulatorischer Weise für das harmonische und zweckentsprechende Zusammenwirken der Organe der Pflanze und der Zellen eines Organes gesorgt ist. Es muss desshalb auch die Entwickelung der Organe und Zellen durch die correlativen Beziehungen so dirigirt werden, wie es für die Herstellung und die Aufrechterhaltung des harmonischen Zusammenwirkens der Theile im Dienste des Ganzen unerlässlich ist[1]). Um das zu erreichen, muss aber der Organismus (ebenso wie ein Mechanismus) so beschaffen sein, dass durch eine Störung die Reactionen hervorgerufen werden, die auf thunlichste Ausgleichung der Störung, also auf Wiederherstellung des Gleichgewichtes hinarbeiten (II, § 4). Damit ist zugleich gesagt, dass das selbstregulatorische (correlative) Walten nicht erst durch die störenden Eingriffe erweckt wird, sondern im normalen Lebensgang dauernd thätig ist. Die Reactionen auf besondere Eingriffe sind aber, wie immer, ein wichtiges Hilfsmittel, um einige Einsicht in die Wechselwirkungen unter den normalen Bedingungen zu gewinnen. Der Vergleich mit selbstregulatorisch arbeitenden Maschinen macht es auch im allgemeinen verständlich, dass in Folge der specifischen Eigenschaften oft nur an einer bestimmten Stelle (an einem einzelnen Gliede) eine merkliche Reaction eintritt, obgleich die Gesammtverkettung es mit sich bringt, dass bei einem localisirten Eingriff alle Theile des Ganzen mehr oder minder in Mitleidenschaft gezogen werden. Uebrigens geht aus der selbstregulatorischen Lenkung des Stoffwechsels genugsam hervor, dass die correlativen Erfolge nicht nur in Wachsthums-, sondern auch in Stoffwechselprocessen bestehen, die sich auch in die nicht mehr wachsenden Organe ausbreiten (I, § 1, 93 u. s. w.).

Wir berücksichtigen also nicht das gesammte correlative Walten, wenn wir nur die für das Auge wahrnehmbaren formativen Vorgänge in das Auge

---

1) Wie schon Bd. I. p. 22 Anmerk. gesagt ist, fasse ich unter »Correlationen« die Gesammtheit der physiologischen Wechselbeziehungen zusammen, gleichviel ob es sich um Stoffwechselprocesse oder Wachsthumsvorgänge handelt. Einzelne besonders auffällige Wachsthumscorrelationen lenkten schon frühzeitig die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich. Vgl. z. B. de Candolle, Théorie élémentaire 1819, I. édit., p. 90; Pflanzenphysiol. übers. von Röper 1835, Bd. 2, p. 333; Th. A. Knight, Philosoph. transact. 1806, Th. 2, p. 293, übers. in Ostwald's Klassikern Nr. 66, p. 38. Siehe ferner Vöchting, Bot. Ztg. 1895, p. 79. Goebel, Flora, Ergzbd. 1895, p. 194; Organographie 1898, I, p. 176; Herbst, Biol. Centralbl. 1895, 15, p. 721 u. die an diesen Stellen sowie die fernerhin cit. Literatur. — In Bezug auf Stoffwechsel siehe auch Bd. I, p. 515—521 etc.

fassen und zur Erläuterung der Wechselwirkungen zwischen den Organen einer Pflanze im folgenden einige correlative Reactionen kurz behandeln. Eine solche Correlation tritt uns allgemein an Stengelstücken, Wurzelstücken u. s. w., in dem Bestreben entgegen, das zu bilden, was zur Wiederherstellung der Totalität nothwendig ist, eine Fähigkeit, welche die Vermehrung der Pflanze durch Stecklinge etc. ermöglicht (II, § 47). In Folge der Störung der bisherigen correlativen Wirkungen werden also an dem Steckling Knospen oder Zellgruppen zum Auswachsen oder zur Productionsthätigkeit angeregt, denen durch die Wechselwirkungen in der intacten Pflanze Ruhe aufgedrängt war (II, § 42). Dieser verfällt normalerweise ein gutes Theil der angelegten Knospen, die dann activirt werden, wenn die austreibenden Knospen entfernt werden oder wenn die angestrebte Fortbildung dieser Knospen mechanisch (durch Gipsverband)[1]) unmöglich gemacht wird. Auf diese Weise ist also für eine regulatorische Ersatzthätigkeit gesorgt und z. B. erreicht, dass sich ein Baum von neuem belaubt, wenn im Frühjahr die jugendlichen Blätter durch Frost, Maikäferfrass u. s. w. vernichtet werden[2]). Der Ersatz wird dann entweder durch das Austreiben von Ruheknospen oder durch das Weiterwachsen der in Bildung begriffenen Knospen geliefert, in denen unter diesen Umständen die Ausbildung der Knospenschuppen unterbleibt oder modificirt wird (II, p. 168). An dem Wurzelsteckling wird aber die Production von Knospen veranlasst, die ohne die Modification der correlativen Reizwirkungen nicht entstanden sein würden.

In analoger Weise wird an bestimmten Stellen des Stecklings (II, § 43) die Neubildung von Wurzeln oder das Austreiben von Wurzelanlagen angeregt. Wird die Ausführung dieser Bestrebungen durch eine mechanische Hemmung oder auf andere Weise unmöglich gemacht, so setzt die Productionsthätigkeit an einem anderen passenden Orte ein und es lässt sich demgemäss das Austreiben oder die Neubildung von Sprossen oder Wurzeln an eine andere Stelle verlegen (II, § 43). Auf diese Weise gelingt es sogar, die über dem Boden befindlichen Sprosse der Kartoffel und anderer Pflanzen zur Knollenbildung zu veranlassen[3]).

Sorgt man aber dafür, dass nur eine beschränkte Anzahl von Sprossen oder von Wurzeln zur Entwickelung kommt, so pflegen sich diese kräftiger zu gestalten. Das geschieht auch nach dem Decapitiren der wachsthumsthätigen Wurzelspitze oder Sprossspitze. In diesem Falle tritt neben der Wachsthumsförderung häufig eine Aenderung der geotropischen Sensibilität ein, die zur Folge hat, dass sich die Seitenwurzeln steiler abwärts, die Seitensprosse steiler aufwärts stellen und dass unter Umständen auf diese Weise ein Ersatz der Hauptachse zu Stande kommt (II, Kap. XIII).

Derartige correlative Reactionen treten auch an anderen Organen ein. So fallen die Laubblätter häufig merklich grösser aus, wenn man nur eine

---

1) Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistung 1893, p. 357, 382; J. Richter, Flora 1894, p. 416 (Chara); Fr. Hering, Jahrb. f. wiss. Bot. 1896, Bd. 29, p. 137.

2) Lit. z. B. A. P. de Candolle, Pflanzenphysiol. 1833, Bd. I, p. 437; Treviranus, Physiol. 1835, p. 299; Nördlinger, Forstbotanik 1874, Bd. I, p. 156; Askenasy, Bot. Ztg. 1877, p. 828; Potonié, Sitzungsb. d. Brandenburg. botan. Vereins 1880, Bd. 22, p. 79; Goebel, Bot. Ztg. 1880, p. 804.

3) Knight, Philosoph. transact. 1806, p. 298; Vöchting, Bibliothec. botanica 1887, Heft 4, p. 25; Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 34, p. 1.

beschränkte Zahl zur Entwickelung kommen lässt[1]), und nach Hering[2]) hat die Entfernung oder das Eingipsen des grösseren Samenlappens von Streptocarpus zur Folge, dass sich der kleinere, normalerweise verkümmernde Samenlappen zu dem mächtigen Laubblatt dieser Pflanze entwickelt. Auch ist schon (II, p. 101) mitgetheilt, dass die Laubblätter gewisser Pflanzen im Dunkeln dann erhebliche Grösse erreichen, wenn die am Licht befindlichen Laubblätter abgeschnitten werden. Ferner erfahren bei Faba etc. die Nebenblätter eine ansehnliche Vergrösserung, wenn die übrigen Laminartheile des Blattes möglichst früh entfernt werden[3]). Auch der Ersatz der beseitigten Langtriebe durch die entsprechende Entwickelung von Kurztrieben[4]), der Ersatz von Sprossen durch die Umbildung einer Dornanlage, die Vergrösserung der assimilirenden Blattfläche durch die Metamorphose einer Rankenanlage[5]) gehören in das Gebiet dieser correlativen Wirkungen. Ferner haben wir schon von der Metamorphose der Knospenschuppen in Laubblätter gehört, die sich vollzieht, wenn die Winterknospen während ihrer Bildungszeit zur sofortigen Weiterentwickelung gebracht werden[6]).

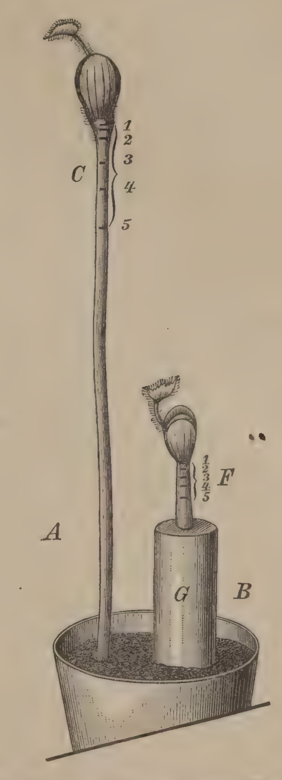


Fig. 29. Cucurbita pyriformis. Von den beiden gleichgrossen Keimlingen wurde *B* so in Gips (*G*) eingebettet, dass das 5 mm lange obere Ende (*F*) des Hypocotyls frei blieb. Nach 7tägigem Aufenthalt im Dunkeln hatte sich dann der freie Keimling *A* und der eingegipste *B* in der durch die Figur gekennzeichneten Weise entwickelt. Man sieht, dass die 5 mm lange Zone (*C*) bei *A* erheblich, bei *B* nur wenig gewachsen ist. (Nach Hering.)

Da es sich bei der Selbstregulation um eine wechselseitige Beeinflussung handelt, so hat z. B. eine Entwickelungshemmung im Sprosssystem eine Verlangsamung der Wachsthumsthätigkeit im Wurzelsystem zur Folge und umgekehrt. Ein solcher correlativer Erfolg tritt ebenso ein, wenn das Sprosssystem (resp. das Wurzelsystem) ganz oder theilweise entfernt, oder wenn dessen angestrebte Wachsthumsthätigkeit durch Eingipsen unmöglich gemacht wird (vgl. II, § 38). Aber auch dann, wenn die correlativen Beziehungen zwischen den Theilen eines einzelnen Organes gestört werden, ist ein analoger

1) Goebel, Organographie 1898, I, p. 180.

2) Hering, l. c. p. 142.

3) Goebel, Bot. Ztg. 1880, p. 838; Organographie p. 180; Kronfeld, Bot. Centralbl. 1887, Bd. 32, p. 363; A. Boirivant, Annal. d. scienc. naturell. 1898, VIII. sér., Bd. 6, p. 393 erhielt analoge Erfolge, als er Theile der Lamina entfernte.

4) A. Henry, Verhandlg. d. Leopold. Akadem. Bd. XI, I, p. 95; Vöchting, Organbildung 1884, II, p. 5; Busse, Flora 1893, p. 164; Raciborski, Flora 1900, p. 29.

5) Vöchting, l. c. p. 35; Mann, Metamorphose 1894, p. 28, 33.

6) Vgl. II, p. 168. Ueber eine analoge Verwandlung von Zwiebelschuppen, F. Hildebrand, Bot. Ztg. 1892, p. 32. Ueber die Umwandlung von Rhizomen in Laubsprosse und der Schuppenblätter in Laubblätter vgl. II, p. 102 u. II, Kap. XIII. — Ueber die correlative Callusbildung siehe Tittmann, dieses Buch II, p. 154.

Effect zu erwarten. Dem entsprechend wird durch die Entfernung der befruchteten Samenknospen die Fortbildung des Fruchtknotens sistirt, und wenn man durch Eingipsen der Streckungszone eines Keimstengels das angestrebte Längenwachsthum unmöglich macht, so wird das Wachsthum des freigebliebenen Gipfeltheiles erheblich verlangsamt[1] (Fig. 29). Natürlich werden sich auch diese correlativen Reizerfolge nur allmählich einstellen und, wie in anderen Fällen, ist es möglich, dass auf eine transitorische Hemmung weiterhin eine relative Beschleunigung folgt. Auch ist es verständlich, dass z. B. eine merkliche Alteration der Wachsthumsthätigkeit des Sprosssystems durch eine ansehnliche, aber nicht durch eine verhältnissmässig geringe Reduction des Wurzelsystems bewirkt wird und dass eine transitorische Hemmung durch eine compensirende Thätigkeit ausgeglichen werden kann[2].

Zur Erzielung eines selbstregulatorischen Waltens ist es allgemein nöthig, dass die betheiligten Functionen nicht bis zu dem möglichen Maximum in Anspruch genommen sind und dass zur Wiederherstellung der gestörten Harmonie, je nach Bedürfniss, eine oder einige Functionen beschleunigt oder verlangsamt werden. Man wird demgemäss, wie es sich auch aus den obigen Beispielen ergiebt, im allgemeinen dann eine Beschleunigung der Wachsthumsthätigkeit zu erwarten haben, wenn es sich um die Ausgleichung eines Defectes handelt, während eine Wachsthumshemmung gewöhnlich auch eine Verzögerung des Wachsthums in den correlativ abhängigen Theilen veranlassen wird. Den verschiedenen Aufgaben und Bedingungen entsprechend, fallen aber die Reactionen sehr verschieden aus. Schon aus den angeführten Beispielen ist zu entnehmen, dass dasselbe Ziel sowohl durch Anregen, Beschleunigung, Modification der Wachsthumsthätigkeit in einem präformirten Organe, als auch durch eine Neubildungsthätigkeit erreicht werden kann. Zudem zählen u. a. die Heilungsprocesse an Wunden (II, § 38), die Neuformation der Zellhaut um den Gymnoplasten (I, § 84), der Stoffumsatz und die Stoffwanderung (I, Kap. VIII, X) zu den Processen, die regulatorisch und correlativ gelenkt werden.

In letzter Instanz laufen natürlich alle Reactionen auf eine Beschleunigung oder Verlangsamung, sowie auf eine quantitative oder qualitative Verschiebung der Thätigkeit hinaus. Dementsprechend kann man quantitative und qualitative Correlationen[3] unterscheiden, nur darf man nicht vergessen, dass eine scharfe Abgrenzung nicht möglich ist und dass mit dieser Unterscheidung keine tiefere Einsicht in die Mannigfaltigkeit gewonnen ist. Zu den Besonderheiten gehört es auch, dass unter Umständen ein Organ vicariirend eintritt, wie das z. B. dann der Fall ist, wenn sich in Folge der Beseitigung der Wurzelknollen ein Spross-

1) F. Hering, Jahrb. f. wiss. Bot. 1896, Bd. 29, p. 157.

2) Vgl. II, p. 158 u. die dort citirte Lit.

3) Goebel, Organographie 1898, I, p. 177. Goebel bezeichnet die quantitativen Correlationen als Compensationen. Diese Unterscheidung basirt nur auf dem sichtbaren Erfolge, berücksichtigt also zweckentsprechend nicht die causalen Verhältnisse. Da es sich aber um innere Reizwirkungen handelt, so sind für eine Eintheilung auch die II, p. 85 angedeuteten Principien anwendbar. Aus den weiteren Erörterungen über die Correlationen in Folgendem ist ferner zu ersehen, dass die von Herbst (Biol. Centralbl. 1895, Bd. 15, p. 724) versuchte Eintheilung in Compensationen, Alterationen, echte Correlationen weder allen Modalitäten Rechnung trägt, noch eine sichere Abgrenzung vorstellt. Vgl. auch dieses Buch II, § 46.

theil zu einem anschwellenden Reservestoffbehälter ausbildet[1]. Diese und andere Vertretungen können um so weniger überraschen, als ohnehin im normalen Entwickelungsgange morphologisch gleichartige Organe (Anlagen) verschieden ausgebildet und nutzbar gemacht werden. Zudem haben wir gehört, dass die determinirenden Wirkungen, von denen der Verlauf der Ontogenese abhängt, durch die Verschiebung der correlativen Verkettungen und zwar zum Theil im hohen Grade modificirt werden.

In obigen Auseinandersetzungen ist zugleich ausgesprochen, in welchem Sinne das correlative Walten dauernd bei dem normalen Entwickelungsgange im Spiele ist. Einmal wird auch in diesem Falle, wie in jeder Selbstregulation, durch die erweckten Gegenreactionen (compensirenden Reactionen) in den ausgewachsenen und wachsenden Pflanzentheilen ein gewisser Gleichgewichtszustand erhalten. Wird aber selbstregulatorisch auch nur eine einzelne Thätigkeit modificirt oder neu geschaffen, so werden damit zugleich correlative Rückwirkungen auf andere Organe erweckt. Sehr auffällig tritt uns dieses z. B. darin entgegen, dass durch die Entwickelung des (sexuellen oder apogamen) Embryos die Weiterbildung des ganzen Fruchtknotens, sowie die Kräftigung des Fruchtstieles und die Zuleitung von Nährstoffen veranlasst und regulatorisch gelenkt werden[2].

Durch die auf das Blühen und Fruchten gerichtete Thätigkeit erfährt das Wachsthum der vegetativen Theile eine gewisse Retardirung und wird demgemäss durch das Exstirpiren der Blüthen beschleunigt[3]. Umgekehrt wird nicht selten die Bildung der Fortpflanzungsorgane bei höheren und niederen Pflanzen vermindert und ganz verhindert, wenn aus irgend einem Grunde ein üppiges Wachsthum der vegetativen Theile stattfindet[4]. Desshalb geht bei der Kartoffel mit der Unterdrückung der Knollenbildung die Begünstigung der Blüthenbildung Hand in Hand[5]. Jedoch ist es als eine Folge der auf Ersatz hinarbeitenden Reactionsfähigkeit sehr wohl zu verstehen, dass bei Onoclea struthiopteris das Entfernen der Laubblätter zur Folge hat, dass sich an Stelle der fertilen Sporophylle sterile Laubblätter entwickeln[6]. Uebrigens wird vielfach in der normalen Ontogenese in entwickelungsfähigen Zellen und Organanlagen das Wachsthum für immer oder zeitweise zum Stillstand gebracht, und es ist als eine correlative Folge der energisch auf ein bestimmtes Ziel gerichteten Thätigkeit anzusehen, dass Phycomyces während der Bildung des Sporangiums das Längenwachsthum des Sporangienträgers fast ganz einstellt[7]. Die correlativen Hemmungen

---

1) Vöchting, Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 34, p. 77.

2) Vgl. z. B. Hofmeister, Allgem. Morpholog. 1868, p. 634; Reinke, Nachr. d. Gesellsch. d. Wissensch. zu Göttingen 1878, p. 473.

3) O. Mattirolo, Sulla influenza che la estirpazione dei fiori esercita sui buterioli radicali 1900, p. 38.

4) Möbius, Beitr. z. Lehre v. d. Fortpflanzung 1897, p. 132; Goebel, Organographie 1898, I, p. 182; H. Müller-Thurgau, Landw. Jahrbüch. 1898, Bd. 12, p. 57. — Aehnliche Erscheinungen sind mehrfach an Algen, Pilzen etc. gemacht. Vgl. Kap. VI u. IX. Klebs, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 150.

5) Knight, Philosoph. transact. 1806, Th. 2, p. 298; C. Kraus, Forsch. a. d. Gebiete d. Agriculturphysik 1881, Bd. 4, p. 58; Vöchting, Biblioth. botan. 1887, Heft 4, p. 20.

6) Goebel, Ber. d. botan. Gesellsch. 1887, p. LXIX.

7) II, p. 12. Bei Pilobolus (II, p. 102) wird das Wachsthum mit der Sporangienbildung sistirt, und dauert fort, wenn diese im Dunkeln unterbleibt. — Natürlich können

führen aber in vielen Fällen zur Unterdrückung und zum Absterben von Anlagen und von Zellen, wie dieses u. a. auch bei der Bildung von Tracheen der Fall ist.

§ 46. Fortsetzung.

Bei aller Mannigfaltigkeit im einzelnen handelt es sich bei den correlativen Erfolgen, wie überhaupt in der Ontogenese, stets um Leistungen embryonaler oder characterisirter Zellen (oder Organe), deren Thätigkeit durch die obwaltenden Bedingungen, also insbesondere durch die Wechselwirkungen von Seite der übrigen Gewebe und Organe specifisch und local verschieden beeinflusst und so dirigirt wird, dass je nach Umständen die Wachsthumsthätigkeit gefördert oder gehemmt oder auch zur Formation einer Neubildung veranlasst wird. Der Erfolg resultirt natürlich immer aus der Gesammtheit der (correlativen) Einflüsse, die theilweise direct von dem unmittelbar anstossenden Gewebe, theilweise von den ferneren und fernsten Zellen und Organen ausstrahlen. Da aber auch in diesem Falle die benachbarten Zellen die Reizwirkung übermitteln, da also zunächst immer die anstossenden Gewebe dirigirend und determinirend wirken, so gelten unsere allgemeinen Betrachtungen (II, § 39—45), in welchen die Herkunft der correlativen Einflüsse nicht näher berücksichtigt wurde, auch für den Fall, dass Reize von fernen Organen ausgehen.

Ohnehin kann man dem Erfolge nicht ansehen, wie er zu Stande kam, und wenn z. B. eine Wachsthumshemmung in der Wurzel nachweislich eine Reaction in einem Sprosstheil hervorruft, so bleibt dabei unbestimmt, in wie weit eine directe oder indirecte, bezw. eine combinirte Beeinflussung des reagirenden Organes vorliegt. Denn wenn im wesentlichen auch nur die Thätigkeit (Stimmung) in den Zellen verändert wird, die an das reagirende Organ anstossen, so kann dadurch eine sehr auffällige formative Reaction erzielt werden. Da aber bei der wechselseitigen Verkettung aller Theile in Folge eines Eingriffes eine jede Zelle in Mitleidenschaft gezogen wird (II, § 45), so kann nur von Fall zu Fall entschieden werden, ob der überwiegende Einfluss auf das reagirende Organ durch eine directe oder indirecte, bezw. durch eine combinirte Beeinflussung verursacht wird. Bei richtiger Würdigung dieser Erwägungen ergiebt sich, dass bei der mangelnden Einsicht in die Innenvorgänge häufig ein sicheres Urtheil nicht zu gewinnen ist und dass ohnehin eine scharfe Abgrenzung zwischen directen und indirecten Einflüssen kaum möglich ist. Jedoch wird man in vielen Fällen, z. B. vielfach dann, wenn eine allgemeine Depression der Thätigkeit ein anderes Organ in Mitleidenschaft zieht, mit Wahrscheinlichkeit auf eine indirecte Beeinflussung schliessen können.

Fassen wir indess die formativen Nah- und Fernwirkungen, ohne Rücksicht auf die Art der Vermittelung, in das Auge, so wird man in Hinsicht auf den Zweck im allgemeinen erwarten dürfen, dass durch die Fernwirkungen vorwiegend die zureichende Ausbildung der auf harmonisches Zusammenwirken

---

durch die neuen Bedingungen gleichzeitig die vegetative und reproductive Thätigkeit in einem umgekehrten Sinne beeinflusst werden.

angewiesenen Organe dirigirt wird, während die Nahewirkungen (neben der quantitativen Direction der Wachsthumsthätigkeit) formativ determinirend zu wirken haben. In der That ist aus den früher besprochenen Erfahrungen zu ersehen, dass in dem fortwachsenden Spross (oder Wurzel) einer Blüthenpflanze, in dem Thallus einer Marchantia u. s. w. die besondere Determinirung der embryonalen Zellen durch die benachbarten Gewebe und zwar so überwiegend durch diese besorgt wird, dass die specifische Induction im Vegetationspunct dem Wesen nach an abgetrennten Spross- und Thallusstücken fortdauert. Indess sind auch Reactionen mitgetheilt, in denen die morphogene Thätigkeit sehr wesentlich durch eine correlative Fernwirkung modificirt wird[1]).

Jedenfalls ist durch die correlative Verkettung und das selbstregulatorische Walten bedingt, dass die Veränderung der Thätigkeit in einem Organe nahe und ferne Organe (Zellen) in Mitleidenschaft zieht und dass von diesen hinwiederum Actionen und Reizwirkungen auf andere Zellen und Organe ausstrahlen und zurückstrahlen. Ohne eine solche allseitige und reflectorisch wirksame Reizverkettung wäre überhaupt die regulatorische und zweckentsprechende Lenkung in dem wachsenden und thätigen Organismus unmöglich[2]). Alle die besprochenen correlativen Beziehungen sind in der That zugleich Beispiele für ein solches Walten. So ist z. B. die Befruchtung der Anstoss, welcher die Entwickelung des Embryos veranlasst, der hinwiederum die Fortbildung des Fruchtknotens hervorruft. Durch diese Wachsthumsthätigkeit werden dann weiter die Stoffwanderung und die mit dieser verketteten Processe regulatorisch gelenkt, die bis in ferne Organe Stoffwechselprocesse hervorrufen, die wiederum Wachsthumsprocesse auslösen können. Analog liegen die Verhältnisse, wenn ein Trieb entfernt wird, der durch seine Thätigkeit eine inactivirende Reizwirkung auf andere Knospen ausübte (II, § 45). Denn so gut wie von der activirten Eizelle strahlen von der activirten Knospe die auslösenden und mechanischen Wirkungen aus, die zur Aufrechthaltung der Harmonie im selbstregulatorischen Getriebe unerlässlich sind. In diesen Beispielen waren der Eintritt des Samenfadens, bezw. die Entfernung (oder mechanische Hemmung) des primären Triebes die Aussenwirkungen, welche die inneren Actionen (d. h. die Verschiebungen in diesen) veranlassten. Uebrigens folgt aus dem Gesagten, dass überhaupt keine Reizwirkung localisirt bleiben kann, wenn auch möglicherweise die direct sichtbaren Reactionen nur an der unmittelbar betroffenen Stelle auftreten.

Reizleitungen und reflectorische Reizverkettungen gehören überhaupt zu dem innersten Wesen des Organismus, auch des einzelnen Protoplasten, der ja ein gegliederter Organismus ist, dessen Leistungen durch das selbstregulatorisch gelenkte Zusammengreifen der Organe und der Bausteine zu Stande kommen (I, § 7—9). Die Erfahrungen an Pflanzen, sowie an niederen Thieren, lehren zugleich, dass Reizbarkeit und Reizleitung, dass ebenso das correlative Walten nicht an die Existenz von differencirten Sinnesorganen, Centralorganen und Nerven gekettet

---

1) Dahin gehört u. a. auch, dass nach L. Géneau de Lamarlière (Compt. rend. 1899, Bd. 128, p. 160) das Abschneiden der primären und secundären Achsen häufig die Entwickelung von Fasciationen bei Barkhausia taraxacifolia veranlasst. — Ueber Fasciationen vgl. ferner z. B. de Vries, Bot. Centrbl. 1899, Bd. 77, p. 289 u. die hier cit. Lit.

2) Vgl. Bd. I, § 3 u. Pfeffer, d. Reizbarkeit d. Pflanze 1893, p. 93 (Sep. a. Verhandlg. d. Gesellsch. deutsch. Naturf. u. Aerzte 1893).

sind. Jedoch ist schon aus den angeführten Beispielen zu ersehen, dass uns unter Umständen ein Organ (z. B. die befruchtete Eizelle) als der Erreger und Lenker der correlativen Actionen erscheint. In principieller Hinsicht bestehen übrigens analoge Beziehungen in einem selbstregulatorisch gelenkten Mechanismus, der z. B. unter Zuhilfenahme von electrischen Verkettungen so hergestellt werden kann, dass von einer Uhr oder einem Thermoregulator in die Nähe und in die Ferne verschiedene Auslösungen ausgehen, durch die für Erzielung und Aufrechthaltung des normalen Ganges in einem oder in einigen Mechanismen gesorgt wird.

Ohne eine nähere Einsicht in das Innengetriebe lassen sich doch die obigen allgemeinen Schlüsse und ferner die Folgerung ableiten, dass durch die Thätigkeit, oder wie man auch sagen kann, durch Mangel und Ueberfluss (I, § 4) zugleich die Anstösse und Reactionen erweckt werden müssen, die zur Aufrechthaltung des harmonischen Waltens, zur Befriedigung des Bedürfnisses nothwendig sind. Dass in der That die Regulation nicht schlechthin von der Existenz, sondern vielmehr von der Thätigkeit eines Organes (von den functionellen Reizen II, p. 203) abhängt, lehren ebenso die gesammten Erfahrungen. Sehr anschaulich wird dieses z. B. durch die Thatsache demonstrirt, dass durch die mechanische Hemmung des Wachsthums einer Knospe ein ähnlicher correlativer Erfolg veranlasst wird, wie durch das Wegschneiden der Knospe, durch welches ausserdem die Wundreaction mit den sich anschliessenden Folgen hervorgerufen wird.

Wie sich aus II, § 51—53 ergiebt, werden nicht nur zur mechanischen Ausführung, sondern auch zur Veranlassung der correlativen Reactionen verschiedene Mittel angewandt, unter denen in zweckentsprechender Weise auch diejenigen Reizwirkungen eine hervorragende Rolle spielen, die durch den Consum der Nahrung und durch die Störung des Gleichgewichtes in der Vertheilung der Nährstoffe ausgelöst werden (I, § 93; II, § 52). Ich erwähne dieses bereits an dieser Stelle, um zugleich einer irrigen Annahme zu begegnen, nach welcher direct durch die Entziehung der Nahrung, also durch die Herbeiführung eines Nahrungsmangels, die correlative Inactivirung von Knospen u. s. w. bewirkt werden soll[1]). Dass dem nicht so ist, beweisen u. a. die Erfahrungen, dass die ruhenden Knospen oft reichlich Reservestoffe enthalten und nach dem Isoliren austreiben, dass ferner unter Umständen die mechanische Wachsthumshemmung (durch einen Gipsverband) eine Wachsthumshemmung in den correlativ verketteten Organen zur Folge hat (II, § 45), obgleich diesen nach der Aufhebung der bisherigen Wachsthumsconcurrenz eine grössere Nahrungsmenge zur Verfügung gestellt ist. Natürlich kann auch durch Nahrungsmangel ein Stillstand des Wachsthums verursacht werden, indess geschieht dieses in den nach Wachsthum strebenden Organen erst bei einem so weitgehenden Hungerzustand, wie er unter normalen Ernährungsbedingungen wahrscheinlich in keinem Organe eintritt.

---

1) Einem analogen Irrthum in Bezug auf die Causalverkettung von Wachsthum und Ernährung werden wir noch bei der Besprechung der periodischen Ruhezustände begegnen (II, Kap. IX). Auch ist schon II, § 30—32 dargethan, dass die Wachsthumsfähigkeit, trotz der besten Nahrungsversorgung, transitorisch oder dauernd lahm gelegt sein kann.

Auch wird es nicht durch Nahrungsmangel, sondern durch die dirigirenden, correlativen Reizwirkungen veranlasst, dass in einem Gewebe bestimmte Zellen zu Tracheen werden und in Folge dieses Entwickelungsganges frühzeitig absterben und desshalb ausgesaugt werden. Ebenso wird durch die correlative Reizwirkung vielfach im normalen Entwickelungsgang die Lahmlegung von Anlagen erzielt, die dann in manchen Fällen (Samenknospen etc.) mit der Zeit absterben. Uebrigens gehen in Folge des Unterbleibens der normalen functionellen Inanspruchnahme z. B. manche Blattstiele nach dem Entfernen der Lamina, die Stummel von Internodien u. s. w. allmählich zu Grunde[1]). Aber auch bei der Concurrenz zwischen Mikroorganismen wird, so lange eine genügende Menge von Nahrung vorhanden ist, das Lahmlegen und die Unterdrückung der einen Art nicht durch den Nahrungsmangel und die Entreissung von Nahrung, sondern durch den hemmenden und tödtlichen Einfluss von Stoffwechselproducten u. s. w. herbeigeführt (I, p. 515).

Functionelle Reize. Da alles vitale Geschehen (die Erhaltung des Lebens, die progressive Ontogenese u. s. w.) eine functionelle Leistung ist, so sind alle correlativen Verkettungen zugleich functionelle Wechselwirkungen (bezw. functionelle Reize). Aus den Besprechungen des correlativen Waltens ergiebt sich also ohne weiteres, dass durch die functionellen Wechselwirkungen im einzelnen Protoplasten oder zwischen verschiedenen Zellen (Organen) nicht nur die Fortbildung und die Umbildung, sondern auch die Neubildung von Organen veranlasst werden. Auf diese Weise ist also, wie z. B. die Chloroplasten lehren, auch die Formation von Organen möglich, die eine bis dahin nicht vorhandene Function ausüben. Während in diesem Falle die eigene Specialfunction als ein Bildungsreiz nicht in Betracht kommt, kann eine (generelle) Function, die wie z. B. die Stoffwanderung, schon in jedem undifferencirten Gewebe thätig ist, sehr wohl in verschiedenem Sinne als Reiz wirken und demgemäss unter Umständen die Differencirung von Gefässbündeln etc. veranlassen, die nunmehr als specielle Leitbahnen functioniren[2]). Dass dann fernerhin

---

1) Lit.: Vöchting, Organbildung 1878, I, p. 232; 1884, II, p. 113; Th. Hartig, Bot. Ztg. 1862, p. 82; R. Hartig, Lehrbuch 1891, p. 235; J. Massart, La cicatrisation chez les végétaux 1898, p. 61. Sicherlich wird auch das Vorkommen von Endknospen bei Fagus, Ulmus etc. nicht, wie es Wiesner (Bot. Ztg. 1889, p. 1; Goebel, Organographie 1898, I, p. 179) annimmt, direct durch Wasserentziehung bewirkt, wenn es auch möglich ist, dass durch den relativen Wasserentzug ein Reiz ausgelöst wird. — Ueber Erfolge durch Wasserentzug vgl. I, p. 194. Ueber die Folgen des Nahrungsmangels I, p. 598.

2) Nach Jost (Bot. Ztg. 1891, p. 530; 1893, p. 131) und nach Busch (Ber. d. bot. Ges. 1889, Generalvers. p. 29) unterbleibt im Blattstiel von Phaseolus die Ausbildung der Blattspur, wenn durch entsprechende Einschnitte frühzeitig die Continuität der Bahnen unterbrochen wird. Vermuthlich wird auch beim Pfropfen der zwischen dem Reis und der Unterlage angestrebte Austausch die Differencirung in dem Verbindungswege (Callus) derart beeinflussen, dass durch diese Differencirung die Continuität der Leitbahnen hergestellt wird. — In dem Embryo kommt indess die übliche Gewebedifferencirung ohne einen durch die Richtung der Stoffleitung bedingten Reiz, aus inneren Ursachen zu Stande. Die bessere Ausbildung der Leitbahnen bezw. der Cuticula durch Steigerung der Wasserleitung bezw. der Transpiration (II, § 34; vgl. auch II, § 46), die Zunahme der Tragfähigkeit durch Steigerung der mechanischen Inanspruchnahme (II, § 36) etc. sind u. a. Beispiele für die Reizwirkung einer Einzelfunction. — Ueber phylogenetische Fragen sowie über die Herkunft functionsloser Organe haben wir hier nicht zu discutiren; ebenso nicht über die Herkunft der Fähigkeit des Organismus, eine den Anforderungen entsprechende (functionelle) Structur herstellen zu können.

die Realisirung der Eigenthätigkeit vielfach, wie erörtert, als Fortbildungsreiz wirkt, ist überhaupt nur ein Specialfall der generellen Thatsache, dass schon ein jeder Protoplast durch seine Thätigkeit zugleich die Bedingungen für die Erhaltung der vitalen Functionen und für die ontogenetische Ausbildung des Ganzen und der Theile zu schaffen hat (I, p. 2). Fasst man sachgemäss die Gesammtheit aller functionellen (d. h. also correlativen) Wechselwirkungen in das Auge, so ist es ganz selbstverständlich, dass durch die Thätigkeit nicht nur Reize auf das functionirende Organ selbst, sondern auch auf nahe und ferne Organe (Zellen) ausgeübt werden, dass ferner diese Reize und die Reizerfolge sehr verschiedenartig sind[1]). Die Erkenntniss einer functionellen (correlativen) Beziehung, die immer schon einen Fortschritt bedeutet, entbindet natürlich nicht von der Aufgabe, die massgebenden Factoren näher zu präcisiren (II, p. 162).

§ 47. Reproduction und Regeneration.

Die Ontogenese ist insofern eine Reproductionsthätigkeit, als die Bildungsthätigkeit der Ahnen wiederholt wird. Jedoch muss auch im normalen Entwickelungsgang vielfach Ersatz für absterbende Organe (Blätter, Rinde, Holz, Wurzelhaare, Cuticula etc.) geschaffen werden, und zudem ist die interne Lebensthätigkeit des Protoplasten augenscheinlich mit einer dauernden Zerspaltung und Neubildung verknüpft (I, p. 166, 522). Alle diese Vorgänge hängen mit dem selbstregulatorischen und correlativen Walten zusammen, durch das, wie schon besprochen wurde (II, § 45, 46), bei Wegnahme von Organen die Reactionen hervorgerufen werden, die auf den Ersatz des Fehlenden hinarbeiten. Sofern dieser Ersatz durch Neubildungen, Auswachsen von Anlagen u. s. w. zu Stande kommt, pflegt man von Reproduction zu reden, während eine Regeneration dann vorliegt, wenn an einem Organe der hinweggenommene Theil selbstthätig wiederhergestellt wird[2]).

Es ist nicht unsere Aufgabe, näher die ausgezeichnete Reproductionsfähigkeit der Pflanzen zu behandeln, welche unter normalen und unter abnormen Verhältnissen in ausgedehnter und verschiedener Weise zu vegetativer Vermehrung führen kann[3]). Wie aber die gesammte reproductive Thätigkeit

---

1) Die Differenzen, die sich bei O. Hertwig, Zelle u. Gewebe 1898, II, p. 100, 172; W. Roux, Gesammelt. Abhandlg. 1895, I, p. 331; H. Driesch, Analyt. Theorie d. organisch. Entwickelung 1894, p. 62 finden, beruhen wenigstens z. Th. darauf, dass Einzelfälle in das Auge gefasst und dass die Fragen mit Betrachtungen über den Ursprung der zweckentsprechenden Structur verwebt wurden.

2) Vgl. z. B. Frank, Krankheiten d. Pflanzen II. Aufl., 1895, Bd. I, p. 90; O. Hertwig, Zelle u. Gewebe 1898, II, p. 179; Y. Delage, L'hérédité 1895, p. 92. Von anderen Autoren, z. B. von Goebel (Organographie 1898, I, p. 36), wird Regeneration generell für alle Ersatzthätigkeit angewandt. Mit Delage kann man im näheren regelmässige (normale, physiologische) und accidentelle (abnorme, pathologische) Regeneration u. Reproduction unterscheiden.

3) Ueber die normale Vermehrung vgl. die Lehrbücher. — Ueber die Reproductionsthätigkeit an Theilstücken vgl. z. B. Frank, Krankheit. d. Pflanzen II. Aufl., 1895, Bd. 1; Vöchting, Organbildung 1878, I; 1884, II; Transplantation 1892, p. 145; Wiesner, Elementarstructur 1892, p. 99; C. Rechinger, Verh. d. zool. bot. Ges. in Wien 1893, p. 310; Tittmann, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 164; J. Massart, La cicatrisation chez l. végétaux 1898; Goebel, Organographie 1898, I, p. 36 sowie die noch

durch das selbstregulatorische Walten beherrscht wird und wie die reproducirenden Reactionen anschauliche Belege für die correlative Verkettung liefern, wurde bereits (II, § 45, 46) dargelegt. Bei dieser Gelegenheit ist auch darauf hingewiesen, dass die Ergänzung theilweise durch das Auswachsen schon vorhandener Anlagen, theilweise durch Neubildungen geschaffen wird. Dabei werden im Pflanzenreich, wie es zur Herstellung des Fehlenden unerlässlich ist, Fremdbildungen (Heteromorphosen Loeb's)[1]) in ausgedehntem Maasse angewandt, d. h. es treten als Ersatz für das Hinweggenommene Organe auf (z. B. Laubknospen an Wurzeln, Blättern und sogar an Früchten, Protonema an der abgeschnittenen Moosseta), die unter normalen Bedingungen an den intacten Organen nicht entstanden sein würden.

Die Reproductionsfähigkeit wird (sowie die fortdauernde Zuwachsthätigkeit II, § 2) durch die Conservirung embryonaler Zellen ermöglicht, die je nach den determinirenden Einflüssen Verschiedenes liefern (II, § 40 ff.). Da aber die Realisirung der Fähigkeiten immer nur bedingungsweise eintritt, da also unter Umständen die allseitig befähigten Zellen nicht einmal die Wachsthumsthätigkeit aufnehmen, so kann man aus den negativen Resultaten nicht ohne weiteres auf den Mangel des embryonalen Characters schliessen. Der embryonale Character kann auch nicht mit Sicherheit nach dem mikroskopischen Bilde beurtheilt werden und kommt nachweislich manchen Zellen zu, die das Aussehen von somatischen Zellen angenommen haben. (Vgl. besonders II, § 42 und 45.)

Bei manchen Schimmelpilzen vermag eine jede ausgewachsene Zelle des Myceliums nach dem Abtrennen das Ganze zu reproduciren[2]). Diese Befähigung, wenn auch nicht in gleichem Grade, scheint ebenso einer jeden Zelle des Thallus von Lunularia und Marchantia innezuwohnen[3]). Unter den Laubmoosen giebt es solche, bei denen alle oder nur bestimmte Zellen des Blattes reproductionsfähig befunden wurden[4]). Auch in diesen Fällen ist schön zu übersehen, dass die reproductive Thätigkeit zumeist erst durch das Abtrennen des Blattes ausgelöst wird. Es ist übrigens nicht unwahrscheinlich, dass bei den Moosen der embryonale Character auch dem Protoplast vielen der nicht producirenden Zellen zukommt, dass also deren Auswachsen durch die besonderen Umstände, theilweise vielleicht durch die Umkleidung mit einer nicht mehr wachsthumsfähigen Zellhaut verhindert wird. Unter den höheren Pflanzen giebt es manche, die leicht (aus Stengeln, Blättern, Wurzeln) reproduciren und die auch in den ausgewachsenen Organen erweckungsfähige Ruhezellen reserviren, von denen in gewissen Fällen eine einzelne Zelle den Ausgangspunct für eine Knospe und eine ganze Pflanze bildet (Hansen, l. c.

---

fernerhin zu citirende Lit. Ueber Adventivbildungen siehe ferner Hansen, Vergl. Unters. über Adventivbildungen 1881; M. W. Beyerinck, Ueber Wurzelknospen u. Nebenwurzeln 1886; J. H. Wakker, Bot. Centralbl. 1887, Bd. 32, p. 238; Noll, Landwirth. Jahrb. 1900, Bd. 29, p. 395; Heinricher, Ber. d. bot. Gesellsch. 1900, p. 112; J. Palisa, ebenda 1900, p. 398. — Ueber Wundreize u. Callusbildung dieses Buch II, § 47.

1) Die Bezeichnung »Heteromorphose« rührt von Loeb her. Vgl. II, p. 82.

2) Klebs, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 180.

3) Vöchting, Jahrb. f. wiss. Bot. 1885, Bd. 16, p. 367; Schostakowitsch, Flora 1894, Ergänzungsbd., p. 350.

4) F. de Forest Heald, Gametophytic Regeneration. Diss. Leipzig, 1897; Correns, Ber. bot. Ges. 1898, p. 22; Unters. über Vermehrung d. Laubmoose 1899, p. 339.

p. 45; Wakker, l. c.). Dagegen kommt anderen Pflanzen nur eine geringe Reproductionsbefähigung zu, und es gelingt desshalb nur schwer oder gar nicht, z. B. Pinus sylvestris oder Fagus sylvatica durch Stecklinge zu vermehren (Wiesner 1892, l. c. p. 88; Rechinger, l. c. p. 317).

Es ist übrigens begreiflich, dass die Theilstücke, um erfolgreich zu reproduciren, nicht unter eine gewisse Grösse sinken dürfen. Immerhin erzielte Rechinger[1]) noch Reproductionsthätigkeit an den nur 1,5 mm dicken Querscheiben der Wurzel von Cochlearia armoracia, und Koch[2]) sah sogar aus einem kleinen Stück des Keimfadens des Embryos von Orobanche eine ganze Pflanze entstehen. Es ist auch nicht ausgeschlossen, dass es fernerhin gelingt, aus einer isolirten embryonalen Vegetativzelle eines Mooses oder einer höheren Pflanze die complete Pflanze zu erziehen, wie dies thatsächlich bei verschiedenen Pilzen und Algen möglich ist. Bei Vaucheria und anderen Siphoneen, bei Mucorineen u. s. w. entwickeln sich sogar kleine isolirte Protoplasmamassen, sofern sie einen Zellkern enthalten, wiederum zum Ganzen[3]). Diese Fähigkeit kommt auch den kernhaltigen Theilstücken der Schwärmsporen von Oedogonium, Vaucheria und anderen Algen zu[4]), und ohne Frage wird auch die Eizelle einer höheren Pflanze (analog wie gewisse animale Eizellen) durch die Abtrennung einer gewissen Cytoplasmamasse die Fortbildungsfähigkeit nicht verlieren. Die kleinen Eizellen, die winzigen Bacterien lehren zugleich, dass schon in einem sehr kleinen Raume alles das vereint sein kann, was zur Constitution eines fortbildungsfähigen Organismus nothwendig ist.

Die ausgedehnte Ersatzthätigkeit bei den Pflanzen steht im engen Zusammenhang mit ihrer Befähigung, sich in ihrer Ausgestaltung zu accommodiren. So kommt eine Pflanze, die normalerweise eine Pfahlwurzel ausbildet, auch fort, wenn sie durch die Entfernung der Hauptwurzel, durch den steinigen Untergrund oder durch andere Verhältnisse gezwungen wird, ihr Wurzelsystem in buschiger oder in anderer Gestaltung zu entwickeln, und ebenso lassen sich dem oberirdischen Sprosssystem verschiedene Gestaltungen aufdrängen[5]). Dagegen tritt bei dem Thiere, das auf die Einhaltung einer bestimmten Körperform angewiesen ist, die Reproduction zurück. Zu der regeneratorischen Thätigkeit aber, die auf die Wiederherstellung eines Organes in der früheren Form berechnet ist, sind die Pflanzen (neben der Reproduction) ebenso gut befähigt wie die animalischen Organismen.

---

1) Rechinger 1893, l. c. p. 321; vgl. auch Vöchting, l. c. 1878, p. 37 u. 73.

2) L. Koch, Entwickelungsgesch. d. Orobanchen 1887, p. 9, 28, 193. Ueber die Bedeutung der chemischen Reizung für die Entwickelung vgl. II, § 30. — Ueber Reproduction aus Theilstücken des Embryos vgl. ferner Vöchting, Organbildung 1884, II, p. 22 u. die bei Frank, l. c. p. 121 angeführte Lit., sowie G. Haberlandt, Schutzeinrichtung d. Keimpflanze 1877, p. 79.

3) Pfeffer, Osmot. Unters. 1877, p. 129; Schmitz, Beobacht. über Siphonocladiaceae 1879, p. 33 (Sep. a. Festschrift d. naturf. Gesellsch. z. Halle); Hanstein, Botan. Abhandlg. 1880, Bd. 4, Heft 2, p. 46; Klemm, Flora 1894. p. 19 u. die hier cit. Lit. — Für Mucorineae siehe van Tieghem, Annal. d. scienc. naturell. 1875, VI. sér., Bd. 1, p. 19. — Ueber die Bedeutung des Kerns vgl. Bd. I, § 9.

4) Vgl. z. B. Hofmeister, Zelle 1867, p. 74; Nägeli, Pflanzenphysiol. Unters. 1855, I, p. 174; A. Braun, Ueber d. Erscheinung d. Verjüngung i. d. Natur 1849—50, p. 174.

5) Vöchting, Organbildung 1884, II, p. 68.

Sehr schön und vollkommen wird in einigen Tagen die Wurzelspitze von Zea mays, Faba u. s. w. regenerirt, wenn nur der äusserste, urmeristematische Spitzentheil weggeschnitten ist[1]). Wird aber ein 1—3 mm langer Spitzentheil abgetragen, so tritt schliesslich an der Wundfläche eine Callusbildung (II, § 38) ein. Wenn dann in diesem Callus eine Seitenwurzel neugebildet wird, so kann durch diese Reproduction ebenfalls eine vollkommene Regeneration der Hauptwurzel erzielt werden. Aber auch dann, wenn eine plagiotrop angelegte Seitenachse (Wurzel oder Spross) durch Veränderung der geotropischen Eigenschaften in die Richtung der Hauptachse rückt, kann der Ersatz mit der Zeit so vollkommen werden, dass man der Scheinachse den sympodialen Aufbau nicht mehr ansieht (II, Kap. XIII). Auch bei einer medianen Längsspaltung der Keimwurzel kommt in dem äussersten Spitzentheil eine vollkommene, in den älteren Theilen keine Regeneration zu Stande, so dass diese an demselben Object in allen Abstufungen zu übersehen ist[2]). Aehnliche Resultate wurden von Lopriore[3]) beim Spalten von Sprossspitzen beobachtet. Diese werden also wahrscheinlich auch den Scheitelpunct regeneriren können, wenn derselbe durch einen Querschnitt entfernt wird. Thatsächlich hat Beyerinck[4]) bei Salix amygdalina die Regeneration einer weggeschnittenen Knospe beobachtet.

Vermuthlich wird sich ein Blatt auch dann noch normal ausbilden können, wenn ein Stück der embryonalen Blattanlage weggeschnitten wird. Denn eine weitgehende Regeneration der weggeschnittenen Blatthälfte wurde selbst dann beobachtet, als die Operation die schon vergrösserten Blattanlagen betroffen hatte[5]). Auch wurde von Raciborski[6]) am Blatte gewisser Asclepiadeen eine Wiederbildung der gewaltsam entfernten Vorläuferspitze nachgewiesen. Analog wie bei dem Blatte wird nach dem Längsspalten eines Farnprothalliums an dem ausgewachsenen Theil die weggeschnittene Symmetriehälfte nicht regenerirt, während in dem Neuzuwachs, der nach der Operation durch das Scheitelwachsthum entsteht, die normale Gestaltung des Prothalliums wieder hergestellt wird[7]). Ebenso verhält sich ein median halbirter Thallus von Lunularia und Marchantia, obgleich die Zellen an der Wundfläche des ausgewachsenen Thallustheiles die Befähigung zur Reproduction des Ganzen besitzen[8]).

---

1) Entdeckt von Cisielski, Beitrag z. Biolog. von Cohn 1872, I, Heft 2, p. 21; näher untersucht von Prantl, Arbeit. d. Bot. Inst. in Würzburg 1874, Bd. I, p. 546.

2) G. Lopriore, Nova Acta d. Leopoldin. Academ. 1896, Bd. 66, p. 211; Ber. d. Bot. Ges. 1892, p. 76.

3) G. Lopriore, Ber. bot. Gesellsch. 1895, p. 410; K. Schilberszky, Ber. d. bot. Ges. 1892, p. 424; Kny, Bot. Ztg. 1877, p. 519; Beyerinck, Bot. Ctrlbl. 1883, Bd. 16, p. 231.

4) M. W. Beyerinck, Wurzelknospen u. Nebenwurzeln 1886, p. 121.

5) G. Lopriore, Ber. d. bot. Ges. 1895, p. 411; Beyerinck, Bot. Centralbl. 1883, Bd. 16, p. 232. — Andere Blätter, so auch die Blätter von Laubmoosen haben, nach Massart (La cicatrisation 1898, p. 23) wenig Neigung zur Regeneration. Die Angabe von K. Müller, über eine beobachtete Regeneration am Blatte von Bryum Billardierii ist mit Vorsicht aufzunehmen. — Nach der Spaltung der Blattanlage wird also je nach Umständen eine volle Regeneration ausgeführt oder ein Halbblatt ausgebildet. Dagegen dürften Halbembryonen, wie sie an animalischen Objecten beobachtet wurden, durch Spaltung eines wenigzelligen pflanzlichen Embryos nicht so leicht gebildet werden, weil die einzelne Zelle im hohen Maasse befähigt ist, durch Reproduction eine ganze Pflanze zu bilden.

6) Raciborski, Flora 1900, p. 10.

7) C. Heim, Flora 1896, p. 349.

8) Vgl. Vöchting, Jahrb. f. wiss. Bot. 1885, Bd. 16, p. 367.

Bei einem Theil der erwähnten Regenerationen kommt auch eine Wiederbildung der Epidermis zu Stande, die ausserdem Massart (l. c. p. 55) in einigen anderen Fällen beobachtete und die normalerweise nach dem Einreissen der Palmenblätter stattfindet (Massart, l. c. p. 29). Vielfach und insbesondere in ausgewachsenen Organen pflegt eine Regeneration der entfernten Epidermis nicht einzutreten[1], die bekanntlich auch normalerweise oft durch Kork- und Borkebildung ersetzt wird. So lange die Zellen der Epidermis, die Zellen von Algen etc. wachsen, wird aber vielfach die abgesprengte Cuticula regenerirt (II, § 9).

Ferner wird bei Coprinus stercorarius der weggeschnittene Hut von dem noch wachsenden Fruchtträger regenerirt[2], und bei verschiedenen anderen Hymenomyceten besitzt der noch wachsende Hut die Fähigkeit, kleine Defecte auszuheilen. Ebenso liegt eine Regeneration vor, wenn an der Wundstelle des Fadens einer Vaucheria der fortwachsende Scheitel wieder hergestellt wird, oder wenn nach dem Entfernen der Scheitelzelle von Cladophora, Sphacelaria[3] u. s. w. die terminale Segmentzelle die Function der Scheitelzelle übernimmt. Auch die Neubildung einer Zellhaut (I, § 84; II, § 8) um den seiner Wand (durch Plasmolyse oder auf andere Weise) beraubten Protoplasten ist eine Regenerationsthätigkeit, zu der auch die schon (II, p. 204) erwähnte Zertrümmerung und Wiederbildung im thätigen Protoplasten zählt.

Während wir die Wiederbildung eines entfernten Rindenstückes, sowie die Neubildung von Xylem auf der Innenseite eines abgezogenen Rindenstreifens[4] als eine regeneratorische Cambiumthätigkeit ansprechen müssen, wird durch diese cambiale Thätigkeit in dem normalen Dickenwachsthum Ersatz (Reproduction) für die allmählich absterbenden Holz- und Rindenschichten geschaffen. Ueberhaupt ist nicht zu vergessen, dass sich keine scharfe Grenze zwischen Reproduction und Regeneration ziehen lässt, und dass unter Umständen eine bestimmte Thätigkeit, je nach der Anschauungsweise, als Reproduction oder als Regeneration angesprochen werden kann.

Reproduction und Regeneration sind besonders gelenkte Ersatzreactionen, die durch eine Störung in den bisherigen correlativen Beziehungen ausgelöst werden, die wir aber derzeit ebensowenig wie die normale Ontogenese, als eine nothwendige Folge aus den obwaltenden Bedingungen ableiten können. Da aber die Wachsthumsthätigkeit und die Art der formativen Leistung einer embryonalen Zelle stets von den determinirenden Einflüssen abhängen, so ist es nicht überraschend, dass speciell eine Regeneration nicht in allen Fällen ausgeführt wird, in welchen die Bedingungen dafür vorhanden zu sein scheinen. Dieses Resultat dürfte (wie einige vorläufige Versuche bestätigten) in gewissen Fällen schon dadurch verursacht werden, dass eine correlative Hemmung von der reproductiven Ersatzthätigkeit ausgeht, die in der Pflanze augenscheinlich vielfach zunächst aufgenommen und bevorzugt wird und thatsächlich oft ökologisch vortheilhafter ist.

---

1) Siehe auch Tittmann, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 150. [Eine Regeneration der Epidermis an Blättern von Tradescantia beobachtete Miehe, Flora 1901, p. 131.]

2) Brefeld, Unters. über Schimmelpilze 1877, Heft 3, p. 69; F. Gräntz, Einfluss des Lichtes auf d. Entwickelung einiger Pilze. Diss. 1898, p. 23; Massart, La cicatrisation 1898, p. 18.

3) Vgl. Magnus, Morphol. d. Sphacelarien 1873, p. 13 u. 18.

4) Frank, Krankheiten d. Pflanze, II. Aufl., 1894, I, p. 70 u. die II, p. 193 Anmerk. citirte Lit.

Der zeitliche und formale Verlauf einer jeden Reaction, und somit auch einer Regeneration, ist immer von den obwaltenden Bedingungen und Verhältnissen abhängig, und fällt demgemäss local verschieden aus. Das ist, wie schon erwähnt (II, p. 207), schön an einer längsgespaltenen Keimwurzel zu übersehen, bei der die Regeneration am Scheitel schnell und glatt verläuft, während sie in einiger Entfernung vom Scheitel nur allmählich und unter Zuhilfenahme von Callusbildung ausgeführt wird. In den etwas älteren Partien kommt dann eine Regeneration nicht mehr zu Stande, obgleich von den allseitig befähigten Meristemzellen Callus und Wundschluss geschaffen wird. Auch lässt sich durch Hinwegnahme kleinerer oder grösserer Rindenstücke und eine entsprechende Behandlung erzielen, dass der Defect ziemlich glatt oder unter Bildung von einem ungewöhnlich gebauten Wundgewebe ausgeglichen wird.

Es steht natürlich nichts im Wege, mit Roux[1]) von Postregeneration zu reden, wenn die Reaction, gleichviel ob an Gewebemassen oder an einem wenigzelligen Körper, erst einige Zeit nach der Operation einsetzt und vielleicht unregelmässig verläuft. Jedoch spricht ein solches Verhalten durchaus nicht gegen die embryonale Totalbefähigung der reagirenden Zellen, die thatsächlich z. B. in den oben erwähnten Fällen vorhanden ist. Denn einmal führen, wie schon erwähnt, die typisch embryonalen Zellen nicht in allen Fällen und Lagen eine Regeneration aus, und zudem hängt der Verlauf stets von den obwaltenden Bedingungen ab, unter denen unter Umständen eine Rolle der jeweilige labile Inductionszustand der embryonalen Zellen spielt, dessen Abstreifung möglicherweise eine gewisse Arbeitsthätigkeit fordert (vgl. II, p. 168 etc.).

Abschnitt III.

Symbiotische Reactionserfolge.

§ 48. Morphogene Erfolge durch die symbiotische Wechselwirkung.

Wichtig für die Beurtheilung des correlativen Waltens sind die Wechsel-irkungen zwischen verschiedenartigen Organismen. Denn diese symbiotischen orrelationen lehren, dass die mannigfachsten Beeinflussungen, auch morphoene Reactionen, durch die conjuncte und die disjuncte Symbiose, durch mutuastisches (friedliches) und antagonistisches (feindliches) Zusammenwirken erzielt erden[2]).

In Bezug auf die disjuncte Symbiose wurde schon früher (I, p. 515) örtert, dass durch die Stoffwechselthätigkeit des einen Organismus der

1) W. Roux, Biol. Centralbl. 1893, Bd. 13, p. 656, Gesammelt. Abhandlg. 1895, II, 894; H. Driesch, Analyt. Theorie d. organ. Entwickelung 1894, p. 1 ff.

2) Ueber Symbiose vgl. Bd. I, p. 349, 356. — Ueber die verschiedenen Arten der mbiose siehe auch M. Ward, Annals of Botany 1899, Bd. 13, p. 549.

concurrirende Organismus lahm gelegt und unterdrückt werden kann, und wie und warum je nach den obwaltenden Verhältnissen ein anderes und unter Umständen ein umgekehrtes Resultat herauskommen kann. Bei diesen Wechselwirkungen handelt es sich aber nicht allein um Wachsen und Nichtwachsen, sondern auch um formative Erfolge, die ohnehin bei Pilzen, Bacterien u. s. w. in mannigfacher Weise durch eine Veränderung in dem umgebenden Medium hervorgerufen werden.

Ein schönes Beispiel für einen ausgezeichneten morphogenen Erfolg durch conjuncte Symbiose sind die Flechten[1]). In diesen ist bekanntlich durch die Vereinigung von Algen und Pilzen ein einheitlicher Organismus entstanden, in dem durch die Wechselwirkung (Determination) zwischen den beiden Contrahenten die specifische Gestaltung in dem Neuzuwachs dauernd erhalten wird.

Ferner wird durch das parasitische Aecidium euphorbiae eine besondere Gestaltung der befallenen Sprosse von Euphorbia cyparissias etc. verursacht. Diese Form erhält sich in den fortwachsenden und neugebildeten Sprossen so lange, als durch die eindringenden und nachdringenden Pilzfäden die bestimmt gerichtete Determination ausgeübt wird. Demgemäss findet man zuweilen einen einzelnen Spross, in den der Pilz nicht eindrang, in normaler Form ausgebildet. Ausserdem sind u. a. die Hexenbesen der Weisstanne (Aecidium elatinum), die Taschen der Pflaume (Taphrina pruni) Beispiele von auffälligen formativen Reactionen, die durch den eindringenden und eingedrungenen Pilz veranlasst werden[2]). Ganz spurlos geht ein solches Eindringen wohl nie an einer Pflanze vorüber, wenn auch zuweilen die Reaction auf eine geringfügige äusserliche oder innerliche Aenderung beschränkt bleibt[3]).

Durch eine localisirte Reizwirkung, die von animalischen oder vegetabilischen Organismen ausgeht, wird ferner die Entstehung der verschiedenartigen Gallen (Zoocecidien und Mycocecidien) veranlasst. Diese liefern sehr anschauliche Belege dafür, dass durch eine ganz bestimmte Reizwirkung eine ganz bestimmte formative Thätigkeit ausgelöst wird, die zum Theil Producte liefert, die ohne diesen determinirenden Einfluss, also in der normalen Ontogenese, nicht zu Tage treten. Der normale Entwickelungsgang kann überhaupt durch die verschiedenartigsten Einflüsse modificirt werden, und es ist desshalb nicht wunderbar, dass durch die Einwirkung von Insecten oder Pilzen auf jugendliche Blüthenanlagen die Entwickelung von vergrünten, gefüllten oder sonst

---

1) Für unsere Betrachtungen ist es ohne Belang, ob man in den Flechten eine mutualistische oder wie G. J. Peirce Proceedings of the Californ. Acad. of Sciences 1899, I, p. 236; American Naturalist 1900, Bd. 34, p. 244) eine antagonistische Symbiose annimmt. — Gleiches gilt in Bezug auf die Mykorrhiza (I, p. 357), über welche die neue Arbeit von Stahl (Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 34, p. 618) zu vergleichen ist. — Ueber Formänderungen bei der Mykorrhizabildung vgl. auch Macdougal, Annals of Bot. 1899, Bd. 13, p. 41.

2) Näheres über diese und andere Bildungen bei Frank, Krankheit. d. Pflanzen, II. Aufl., 1894 u. in den anderen Lehrbüchern über Pflanzenkrankheiten.

3) Siehe die Lehrbücher über Pflanzenkrankheiten sowie Wakker, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 10, p. 87; Molliard, Rev. général. d. Bot. 1898, Bd. 10, p. 87; E. Strasburger, Biolog. Centralbl. 1900, Bd. 20, p. 657. — Ueber Einwirkungen von Pilzen auf einander vgl. z. B. die Bd. I, p. 515 citirte Lit.

missgebildeten Blüthen veranlasst wird[1]. Uebrigens ist bekannt, dass solche und andere Missbildungen gelegentlich auch in Folge einer inneren Entgleisung entstehen, die unter Umständen indirect durch die Aussenbedingungen hervorgerufen wird.

In der conjuncten Symbiose kommt es aber nicht nur zu einem innigen Aneinanderschmiegen von Zellen, sondern unter Umständen auch zu einer Aufnahme eines fremden Organismus in das Innere des Protoplasten. Unter anderen wird in Vaucheria durch ein in der Zelle lebendes Räderthierchen eine Galle erzeugt[2]. Ferner werden die Wurzelknöllchen der Leguminosen durch ein Bacterium verursacht, das in den lebenden Protoplasten einwandert und sich in diesem vermehrt (I, p. 387). Weiter leben die Pilzfäden der endophytischen Mykorrhiza im Inneren der Zelle (I, p. 358), und bei der Symbiose zwischen Infusorien und Algen sind letztere in analoger Weise in dem Protoplasten untergebracht, wie bei anderen Pflanzen die Chlorophyllkörper (I, p. 357). Falls aber eine solche Association auf die Nachkommen übergeht, wird, wie schon I, p. 27 erwähnt ist, die durch die Vereinigung und Wechselwirkung erzielte besondere Gestaltung dauernd erhalten.

Wie in einem selbständigen Organismus handelt es sich auch in dem symbiotischen Walten um die selbstregulatorisch gelenkten Wechselwirkungen morphologisch und physiologisch verschiedenartiger Elemente (Organismen). Der Umstand, dass die symbiotisch verketteten Elemente selbständige, zum Theil (isolirt) cultivirbare Arten sind, gewährt den Vortheil, dass man die Eigenschaften der separirten Contrahenten und desshalb den aus dem Zusammenwirken sich ergebenden Erfolg näher studiren kann. Das Zusammenwirken ist aber für die symbiotische Vereinigung im allgemeinen nach denselben Gesichtspuncten zu beurtheilen, wie das selbstregulatorische und correlative Walten in einem selbständigen Organismus (II, § 45, 46). Wie in diesem sind also auch in dem Symbionten neben der Aufrechthaltung der Allgemeinbeziehungen die auf kurze Distanz und zum Theil nur localisirt wirkenden Determinationen (Reizwirkungen) im Spiele. Zu den localisirten Reizwirkungen zählt u. a. die Gallenbildung, die indess, so gut wie eine jede localisirte Reizwirkung, unvermeidlich eine gewisse Rückwirkung auf das Ganze zur Folge hat (II, § 45). Aber auch die Fortbildung des Eies und der Larve der Gallwespe ist von der Reactions- und Productionsthätigkeit der Pflanze abhängig. Eine bestimmte Wechselseitigkeit besteht in jedem Falle und tritt uns ebenso in der disjuncten Symbiose und in der Abhängigkeit der Ernährung und der Entwickelung eines eindringenden Pilzes von der Nährpflanze entgegen (vgl. I, § 64, 65, 92; II, § 57). Eine formative Reaction ist aber immer nur möglich, wenn wachsthumsthätige oder zur Wachsthumsthätigkeit erweckbare Zellen vorhanden sind.

Die Symbionten, bei denen die lebendige Continuität des Protoplasmas

---

1) Vgl. u. a. Goebel, Organographie 1898, I, p. 168; Vöchting, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 31, p. 470, wo die Beobachtungen von Peyritsch (Sitzungsb. d. Wien. Acad. 1898, Bd. 97. I, p. 597) über den formativen Einfluss von Insecten (Phytoptus, Aphiden etc.) referirt sind. Einige Beobachtungen über die Entstehung von Blüthenmissbildungen durch Pilze sind ebenfalls bei Goebel (l. c. p. 166) mitgetheilt.

2) Frank, Krankheit. d. Pflanzen. II. Aufl., 1895, Bd. 3, p. 12; W. Rothert, Jahrb. f. wiss. Bot. 1896, Bd. 29, p. 525.

ausfällt, mit der man bei einem selbständigen Organismus rechnen muss, lehren aber, dass auch schon ohne lebendige Continuität eine selbstregulatorische Lenkung und weitgehende formative Reactionen erreichbar sind. Uebrigens geht aus den Erfahrungen über die disjuncte Symbiose hervor, dass durch die Stoffwechselthätigkeit, in Verbindung mit dem Einfluss der allgemeinen und specifischen Stoffwechselproducte vieles erreichbar ist, und wir werden noch sehen, dass diese Mittel eine grosse Rolle in der Selbstregulation spielen. Die Gallen liefern ein schönes Beispiel dafür, dass durch die regulatorische Lenkung der Production und der Angriffsweise bestimmter Stoffwechselproducte eine specifische formative Reaction veranlasst wird.

Wir haben nicht eine Schilderung der mannigfachen symbiotischen Erfolge und somit auch nicht der verschiedenartigen Gallenbildungen zu liefern, die theilweise durch eine einfache locale Wachsthumshemmung, theilweise durch Production von Haarbildungen, ferner durch partielle oder totale Umwallung, oder auch durch eine complicirtere formative Thätigkeit zu Stande kommen. Jedoch ist es geboten, kurz auf das Wenige hinzuweisen, was in Bezug auf die Reizwirkung, insbesondere für die durch Gallwespen (Cynipiden) erzeugten Gallen bekannt ist[1]).

In diesem Falle wird die Gallenbildung durch das Insect verursacht, welches das Ei in bestimmter Weise an die Oberfläche eines Organes oder in das Innere eines Gewebes ablegt. Speciell bei Nematus capreae wird die Gallenbildung (die besonders auf Salix amygdalina vorkommt) schon durch die schleimige Flüssigkeit angeregt, die das Insect zusammen mit dem Ei in die Stichwunde einführt (Beyerinck, l. c. 1888). Demgemäss entsteht eine freilich kleinere Galle auch dann, wenn das Insect nur die Flüssigkeit abgiebt oder wenn das abgelegte Ei sogleich entfernt wird. Wird aber das Ei anderer Gallwespen entfernt oder sogleich abgetödtet, so wird zumeist nicht einmal der Beginn der Gallenbildung bemerklich, weil der Bildungsreiz von dem sich fortbildenden Ei ausgeht und zum Theil sogar erst mit der Entstehung der Larve beginnt. Da aber die Gallenbildung weder durch den Einstich, noch durch die Gegenwart des todten Eies veranlasst wird, so muss der Reiz durch ein Stoffwechselproduct erzielt werden, das von dem Ei bezw. von der Larve zeitweise oder continuirlich secernirt wird. Der Unterschied gegenüber Nematus capreae besteht also darin, dass dieses Insect bei der Eiablage den Reizstoff ausscheidet. Vermuthlich wird aber in diesem Falle ausserdem von dem Ei Reizstoff secernirt, da die Galle nicht die volle Grösse erreicht, wenn das Ei frühzeitig entfernt wird.

Handelt es sich bei diesen Gallen der Hauptsache nach um einen chemischen Reiz, so ist damit nicht ausgeschlossen, dass auch durch die Vergrösserung, die Bewegungs- und Fressthätigkeit u. s. w. der Larve bestimmte Reizwirkungen erzielt werden. Es ist also möglich, dass diese oder andere Reize bei gewissen Gallen, sowie in manchen anderen formativen Reactionen in den Vordergrund treten. Sicherlich ist aber nicht für eine jede morphogene Leistung ein specifischer Reizstoff nöthig. Wir werden vielmehr fernerhin darzuthun haben,

---

1) Vgl. die Zusammenfassungen bei Frank, Krankheit. d. Pflanzen, II. Aufl., 1894, Bd. 3; K. Eckstein, Pflanzengallen u. Gallenthiere 1891. Ferner: M. W. Beyerinck, Beobacht. über Cynipidengallen 1882; Bot. Zeitung 1885, p. 304; 1888, p. 1; Ueber Gallenbildung u. Generationswechsel bei Cynips calicis 1896 (Sep. a. Verh. d. Koninklyke Akadem. d. Wetenschappen te Amsterdam); Küstenmacher, Jahrb. f. wiss. Bot. 1894, Bd. 26, p. 85; O. Appel, Ueber Phyto- und Zoomorphosen. Diss. Königsberg. 1899; E. Küster, Flora 1900, p. 117; Biol. Centralbl. 1900, Bd. 20, p. 531.

dass mit denselben Mitteln je nach der Combination und Angriffsweise sehr Verschiedenes zu erreichen ist. Auch in Bezug auf die Gallen ist noch nicht festgestellt, ob die Reizstoffe der verschiedenen gallenbildenden Insecten qualitativ different sind. Immerhin kann man in unserem Falle von Reizstoffen oder Reizenzymen reden, obgleich über die Natur der wirksamen Stoffe oder Stoffgemische nichts näheres bekannt ist.

Da die Galle ein Product der formativen Thätigkeit der Pflanze ist, so hängt der Erfolg immer von den Eigenschaften der Pflanze ab. Desshalb zeigen gewisse Unterschiede diejenigen Gallen, die durch dasselbe Insect an verschiedenen Organen derselben Pflanze oder an verwandten Pflanzen hervorgerufen werden[1]), und man würde ohne Frage weit grössere Differenzen finden, wenn durch ein Insect Gallen an sehr verschiedenartigen Pflanzen erzeugt würden. Ebenso ist immer die Natur des Reizes, also die Eigenschaft des gallenerzeugenden Insectes ein entscheidender Factor, wie sich unmittelbar in der ungleichen Gestaltung der Gallen ausspricht, die an derselben Pflanze durch verschiedene Insecten erzeugt werden. (Ueber die Verschiedenheit der beiden Generationen von Cynips calicis vgl. Beyerinck, l. c. 1896.)

Aus der ähnlichen Gestaltung derselben Gallenart folgt nur, dass während der Bildung übereinstimmende Bedingungen herrschten. Dieses wird zunächst dadurch herbeigeführt, dass das Insect die Eier in derselben Weise und an bestimmten Stellen ablegt. Diese Ablage geschieht gewöhnlich in die jugendlichen, jedoch auch in die schon differencirten Gewebe, so dass z. B. die durch Cynips Reaumuriana erzeugte Galle auf dem fast ausgewachsenen Eichenblatt ausgebildet wird. Es kann das nicht überraschen, da ruhende Zellen und Gewebe auch in anderer Weise zu erneuter Thätigkeit und sogar zur Production der ganzen Pflanze angeregt werden können (II, § 45, 47).

Ein Erwecken der Wachsthumsthätigkeit durch symbiotische Wechselwirkung ist ferner nöthig, um die Samen von Orobanche, die Sporen gewisser parasitischer Pilze zum Keimen zu bringen[2]). So wie durch das Eindringen von Pilzfäden wird in gewissen Fällen durch den eindringenden Pollenschlauch, ohne dass dieser befruchtend wirkt, ein Wachsthumsreiz ausgeübt. Durch einen solchen Reiz wird bei manchen Pflanzen ein gewisses Schwellen des Fruchtknotens veranlasst, und nach H. Müller-Thurgau[3]) ist das Eindringen des Pollenschlauches nothwendig, um gewisse kernlose Früchte (Birne, Apfel, Weintraube) zur guten Ausbildung zu bringen. Ohne einen solchen Reiz wird ferner die Anlage der Samenknospen der Orchideen nicht weiter gebildet. Zur Anregung genügt aber das Eindringen eines nicht befruchtungsfähigen Pollenschlauches, und, wie Treub[4]) fand, kann derselbe Erfolg auch durch eine in den Fruchtknoten eingedrungene Larve verursacht werden.

---

1) In Bezug auf Milben etc. vgl. Frank, l. c. p. 55. — Ueber das Durchkreuzen der Bildungsbezirke zweier verschiedener Gallen Beyerinck, l. c. 1882, p. 173; Küstenmacher, l. c. p. 93.

2) II, § 30. — Nach N. Bernard (Rev. général. d. Botan. 1900, Bd. 12, p. 108) sollen bei verschiedenen Orchideen, Lycopodiaceen etc. die endophytisch lebenden Pilze das Keimen der Samen anregen.

3) H. Müller-Thurgau, Landw. Jahrbücher 1898, p. 25, 61.

4) Treub, Annal. d. jardin. botan. d. Buitenzorg 1882, Bd. 3, p. 122.

§ 49. Transplantationen.

Zwischen verwandten Pflanzen lässt sich vielfach durch Transplantation eine symbiotische Vereinigung herstellen, die sich naturgemäss nur erhalten kann, wenn zwischen den Symbionten die unerlässliche Wechselwirkung möglich ist und ausgeführt wird (II, § 45)[1]. Diese Wechselbeziehungen müssen aber nothwendig in den Hauptzügen den correlativen Verhältnissen zwischen dem Wurzel- und Sprosssystem der normalen Pflanze dann entsprechen, wenn das Sprosssystem dieser durch die belaubten Zweige ersetzt ist, die sich aus dem aufgepfropften Reise (oder dem oculirten Auge) entwickelten.

Demgemäss wird z. B. eine ungenügende Ausbildung der Leitbahnen in der Pfropfstelle einen ähnlichen Einfluss ausüben, wie eine partielle locale Unterbrechung der Leitbahnen in der normalen Pflanze (II, § 44). Ist aber im Vergleich zu dieser das Sprosssystem der aufgepfropften Pflanze zu geringerer Grössenentwickelung und Productionsthätigkeit befähigt, so wird das Wurzelsystem der Unterlage (des Wildlings) eine correlative Einschränkung der Ausbildung erfahren und umgekehrt. Die von Haus aus geringere Grössenentwickelung des Wurzelsystems der Quitte hat desshalb, wie es in der gärtnerischen Praxis bekannt ist, zur Folge, dass die aufgepfropfte Birne einen minder mächtigen Stamm entwickelt (Vöchting, l. c. p. 108).

In Folge der correlativen Verkettung werden die Symbionten stets einen gewissen Einfluss auf einander ausüben, der sich indess in den meisten Fällen auf Erfolge beschränkt, wie sie durch die Wechselwirkung zwischen den analogen Organen einer normalen Pflanze unter verschiedenen Bedingungen zu Stande kommen. Es ist auch allgemein bekannt, dass die specifischen Eigenschaften der Culturrassen von Apfel, Stachelbeere, Rose u. s. w. in dem, einem Wildling aufgepfropften Sprosssystem conservirt werden und das auch dann, wenn verschiedene Rassen auf dieselbe Unterlage transplantirt sind. Ebenso entwickeln sich die Kartoffelknollen in der üblichen Weise, wenn das beblätterte, oberirdische Sprosssystem vollständig durch den aufgepfropften Stechapfel ersetzt ist (Lit. p. 217).

Zuweilen treten jedoch in einem oder auch in beiden Symbionten bemerkenswerthe Abweichungen in Bezug auf Färbung, Geschmack, Gestaltung einzelner Organe u. s. w. auf. Am meisten untersucht ist die Uebertragung der Panachirung (des Albinismus), die öfters z. B. dann eintritt, wenn auf den albicanten Abutilon Thompsonii eine ungescheckte Form derselben Art gepfropft wird. Aber auch dann, als an Stelle dieser letzteren Althaea officinalis auf den panachirten Abutilon Thompsonii gepfropft wurde, traten an dem sich fortentwickelnden Spross von Althaea panachirte Blätter auf. Ferner wurden die Zweige

---

1) Die Lit. nebst eigenen Versuchen findet sich bei H. Vöchting, Ueber Transplantation am Pflanzenkörper 1892; Sitzungsb. d. Berlin. Akadem. 1894, p. 705. Ausserdem sind ausgedehnte Versuche in jüngerer Zeit angestellt von L. Daniel, Revue général. d. Botan. 1894, Bd. 6, p. 5; 1897, Bd. 9, p. 213; 1900, Bd. 12, p. 355; Compt. rend. 1897, Bd. 124, p. 229 und Bd. 125, p. 661; Annal. d. scienc. naturell. 1898, VIII. sér., Bd. 8, p. 1. Vgl. auch Frank, Krankheit. d. Pflanzen, II. Aufl., 1894, I, p. 117.

der als Unterlage benutzten grünen Kartoffel violett, als ein derart gefärbter Kartoffelspross aufgepfropft worden war[1]).

Wenn im allgemeinen geringere Reactionserfolge beobachtet werden, als in den in § 48 besprochenen Fällen von Symbiose, so dürfte dieses wohl darin begründet sein, dass eine Vereinigung durch Transplantation nur bei näherstehenden Pflanzen möglich ist, und dass es bei Pfropfungen etc. sich nicht um Nahewirkungen, sondern um Fernwirkungen handelt, durch die nicht so leicht der determinirende Einfluss überwunden wird, der auf das Bildungsgewebe von den unmittelbar anstossenden Zellen (Organen) ausgeübt wird (II, § 40—42). Damit ist nicht ausgeschlossen, dass wir mit der Zeit noch auffallendere correlative Fernwirkungen kennen lernen, die z. B. sehr wohl (direct oder indirect) durch besondere, als Reiz wirksame Stoffwechselproducte veranlasst werden können. Denn dass specifische Stoffwechselproducte ihren Weg in den angeheilten Symbionten finden, das ergiebt sich schon aus den Erfahrungen über Stoffwanderung (I, Kap. X), und wird u. a. dadurch demonstrirt, dass sich in einer Kartoffelknolle etwas Atropin ansammelt, wenn das oberirdische Sprosssystem der Kartoffel durch Datura Stramonium ersetzt ist[2]).

Thatsächlich soll durch ein Stoffwechselproduct (oder durch ein Stoffgemisch) die Fleckenkrankheit der Tabaksblätter veranlasst werden, die sich ohne Frage auch von einem aufgepfropften Reise aus in die ganze Pflanze ausbreiten kann. Denn Beyerinck[3]) hat gefunden, dass diese Krankheit, die an die Panachirung erinnert, durch die Einspritzung des Saftes einer kranken Pflanze verursacht wird. Da dieser Erfolg durch den bacterienfreien (durch Thonzelle filtrirten) Saft erzielt wird, so muss die Infection von einem enzymartig wirkenden Körper abhängen, der nach Beyerinck durch Aufkochen, aber nicht durch Austrocknen oder durch Alkohol seine Wirksamkeit verliert. Dagegen konnte Beyerinck (l. c. p. 19) bei anderen Pflanzen eine Uebertragung der Panachirung durch die Einspritzung des Saftes der albicanten Varietät nicht erreichen. Desshalb kann aber natürlich doch die von dem Symbionten ausgehende Uebertragung durch ein oder einige Stoffwechselproducte vermittelt werden, wobei dann vielleicht (wie bei der Gallenbildung u. s. w.) die Art und Weise des Austausches und des Angriffes eine Rolle mitspielt.

Möglicherweise handelt es sich in allen bis dahin beobachteten symbiotischen Erfolgen um Reizreactionen des beeinflussten Symbionten, die demgemäss auch ohne die Mithilfe eines anderen Organismus eintreten können, sofern die geeigneten inneren und äusseren Bedingungen anderweitig herstellbar sind. In der That vermag auch die normale (die nicht symbiotisch beeinflusste) Pflanze gelegentlich panachirte oder roth gefärbte Varietäten zu bilden. Da das Auftreten dieser und anderer Variationen im allgemeinen durch aussergewöhnliche

---

1) H. Lindemuth, Landw. Jahrb. 1878, Bd. 7, p. 887; Gartenflora 1897, p. 1; Vöchting, l. c. p. 92.

2) Strasburger, Ber. d. bot. Gesellsch. 1885, p. XXXIX.

3) M. W. Beyerinck, Ueber ein Contagium vivum fluidum als Ursache der Fleckenkrankheit der Tabaksblätter 1898 (Sep. a. Verh. d. Kon. Akad. d. Wetenschappen in Amsterdam). Durch die Versuche von Beyerinck ist indess nicht ganz sicher gestellt, dass es sich nicht um eine Infectionskrankheit durch einen Mikroorganismus handelt. Vgl. Iwanowski, Centralbl. f. Bacteriol. 1901, II. Abth., Bd. 7, p. 148.

Bedingungen begünstigt wird (II, Kap. VIII), so mag in solchem Sinne, wie es Daniel (1898, l. c. p. 216) vermuthet, unter Umständen auch die symbiotische Beeinflussung begünstigend wirken.

Da Variationen, die sich auf ungeschlechtlichem oder auf geschlechtlichem Wege erhalten lassen, auch ohne Symbiose entstehen (II, Kap. VIII), so kann aus dem Auftreten einer Variation in Folge einer Transplantation nicht auf eine Verschmelzung der Protoplasten der beiden Symbionten geschlossen werden. Ein solcher Schluss ist auch dann nicht erlaubt, wenn in die erzielte Variation Eigenschaften des beeinflussenden Symbionten aufgenommen sind, welche die Pflanze vermöge ihrer Fähigkeiten unter bestimmten Bedingungen auch selbstthätig hervorzubringen vermag. Es ergiebt sich das ohne weiteres aus den Erfahrungen über die Entstehung und Uebertragung der Panachirung. Aber auch die bis dahin beobachteten, auch die von Daniel (1898, l. c.) angeführten formativen Annäherungen an den anderen Symbionten sind derart, dass sie sehr wohl das Product einer morphogenen Reizreaction sein können. Sofern man also »Hybridation«, wie es zumeist geschieht[1]), für die innige Durchdringung heterogener Protoplaste reservirt, wie sie bei der Bastardirung ausgeführt wird, ist die (mögliche) Existenz von Pfropfhybriden nicht erwiesen, während es solche giebt, wenn man den Wortbegriff ausdehnt und auch die auf andere Weise erzielten Uebertragungen (wie die der Panachirung) als Hybridation bezeichnet.

Die Meinungsverschiedenheiten über Existenz oder Nichtexistenz von Pfropfhybriden[2]) beruhen wesentlich auf einer ungleichen Begriffsbestimmung und einer verschiedenen Interpretation der Thatsachen. Hierbei ist vielfach die Reactionsbefähigung nicht genügend berücksichtigt, die einerseits unter besonderen Bedingungen aussergewöhnliches zu leisten gestattet, andererseits aber in gewissen Richtungen eng begrenzt ist. Diese Begrenzung erlaubt es u. a. nicht, dass bei der Vereinigung von Helianthus tuberosus und annuus das Wurzelsystem der letztgenannten Pflanze Knollen bildet und Inulin speichert, wenn es als Unterlage für Helianthus tuberosus dient[3]). Ferner vermag das Wurzelsystem einer einjährigen Pflanze nicht ausdauernd zu werden, wenn ihm eine mehrjährige Pflanze aufgepfropft ist[4]). Indess ist z. B. Hand in Hand mit dem Verschieben der Blüthezeit eine gewisse Verlängerung oder Verkürzung der Lebensdauer möglich, je nachdem das noch nicht zum Blüthenspross definitiv determinirte Reis der Rübe einer jungen oder einer alten Runkelrübe aufgepfropft wird (Vöchting 1892, l. c. p. 87).

Die schlummernde potentielle Befähigung erlaubt es aber, dass, wie Knight[5]) fand, der Blattstiel von Vitis vinifera nach dem Aufpfropfen eines Sprosses von Vitis in Folge der functionellen Inanspruchnahme (Reizung; II, p. 203) erheblich in die Dicke wächst. Analoges und eine Verlängerung der Lebensdauer wurde auch von Carriere[6]) beobachtet, als er auf den Blattstiel der Orange einen Spross dieser

1) Vgl. Vöchting, Sitzungsb. d. Berlin. Akadem. 1894, p. 716.

2) Vgl. Vöchting und Daniel, l. c. [Ueber Cytisus Adami C. Fuchs, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1899, Bd. 107, I, p. 1273; W. Beyerinck, Koninklyke Akad. d. Wetenschappen te Amsterdam 1900, p. 365.]

3) Vöchting 1894, l. c.; Daniel 1898, l. c. p. 147.

4) Vöchting, Transplantation 1892, p. 85. — Ueber Vereinigung von laubabwerfenden und immergrünen Pflanzen vgl. auch L. Daniel, Compt. rend. 1897, Bd. 125, p. 661.

5) T. A. Knight, Philosoph. transact. 1804, I, p. 189. Vgl. Vöchting 1892, l. c. p. 78.

6) Citirt nach de Vries, Jahrb. f. wiss. Bot. 1891, Bd. 22, p. 49.

Pflanze transplantirt hatte. Denselben Erfolg wird voraussichtlich das Bepfropfen eines Blüthenstieles haben, der, wie es bei Pelargonium zutrifft, in Folge der Verwandlung der Blüthe in einen Laubspross in die Dicke wächst und ausdauernd wird [1]).

Bereits durch Knight, Tschoudy, Thouin, Gärtner wurde, wie aus der historischen Behandlung des Themas bei Vöchting (1892, l. c. p. 4 ff.) zu ersehen ist, festgestellt, dass im allgemeinen nur näher verwandte Pflanzen eine Vereinigung eingehen. Während aber in manchen Fällen die Sprosse derselben Pflanze nur schwer zusammenheilen, gestattet z. B. die Kartoffel das Aufpfropfen verschiedener Solaneen und sogar der Scrophularinee Schizanthus Grahami [2]). An den geeigneten Pflanzen lassen sich Organe verschiedener morphologischer Dignität vereinen, und so lässt sich erreichen, dass ein Wurzelstück die Leitfunctionen des Stengelstückes zu übernehmen hat, an dessen Stelle es eingesetzt wurde. Wie Vöchting (1892, l. c. p. 132 ff.) ausserdem dargethan hat, gelingt die Vereinigung nur unvollständig oder gar nicht, wenn das Organstück in umgekehrter Stellung transplantirt wird. Es hängt dieses mit der II, § 44 besprochenen Polarität und der Eigenschaft der Sprosse, Wurzeln etc. zusammen, in umgekehrter Richtung nicht so gut den Austausch vermitteln zu können. Jedoch gelingt es z. B. bei dem Oculiren, durch entsprechende (krummläufige) Differencirung der anschliessenden Leitbahnen in dem Wundgewebe (Vereinigungsgewebe) das eingesetzte Rindenstück so einzuschalten, dass es in normaler Richtung der Stoffwanderung dienstbar gemacht ist.

§ 50. Näheres über die symbiotische Vereinigung und Wechselwirkung.

Ein Ueberblick über die Gesammtheit unserer Erfahrungen lehrt, dass eine symbiotische Vereinigung auf nahestehende Pflanzen beschränkt sein kann, aber auch zwischen ganz fremdartigen Organismen möglich ist. Letzteres trifft z. B. zu für die Flechten, für die Wurzelknöllchen der Leguminosen, für die Association zwischen Infusorien und Algen u. s. w. (vgl. I, § 65; II, § 48), während bei den Blüthenpflanzen durch Transplantation nur eine erfolgreiche Vereinigung nahe verwandter Pflanzen gelingt (II, § 49). Jedoch sind Viscum, Orobanche u. s. w. Beispiele dafür, dass unter Umständen eine symbiotische Verkettung fernstehender Phanerogamen möglich ist (über den Anschluss der Leitbahnen vgl. I, p. 355). Jedenfalls besteht kein Parallelismus zwischen sexueller und symbiotischer Affinität, wie das auch schon von Gärtner [3]) in Bezug auf die Transplantationsfähigkeit der höheren Pflanzen ausgesprochen wurde.

Es lässt sich also nur empirisch entscheiden, ob zwei Pflanzen zu einer symbiotischen Vereinigung befähigt sind, und in jedem einzelnen Falle muss das Bestreben dahin gehen, die Ursachen aufzuhellen, durch welche das Zusammenleben ermöglicht oder verhindert wird. Diese Fragen sind ebenso für die Zellen und die Gewebe der einzelnen Pflanzenart aufzuwerfen. So bilden die

1) de Vries, l. c. p. 50.

2) Tschoudy 1819 u. a. vgl. Vöchting 1892, l. c. p. 18 u. 23; Strasburger, Ber. d. bot. Gesellsch. 1885, p. XXXIV; Lindemuth, Gartenflora 1897, p. 5; H. Molisch, Bot. Jahresb. 1897, p. 155.

3) C. F. v. Gärtner, Vers. u. Beobacht. ü. die Bastarderzeugung im Pflanzenreich 1849, p. 629; Vöchting, Transplantation 1892, p. 23.

Mycelfäden bestimmter Pilzarten ein Vereinigungsgewebe, während die Fäden anderer Pilze und der meisten Algen sich auch dann nicht vereinen, wenn sie in Berührung gebracht werden. Diese Verschiedenheiten sind für die ganze Gestaltung der Pflanze ebenso bedeutungsvoll, wie die Separirung von Zellen und Organen, die durch die Eigenthätigkeit des Organismus zur Erreichung bestimmter Ziele und Zwecke vollbracht wird (II, § 13).

Bei den Transplantationen wird die Annäherung der Symbionten, die stets eine Voraussetzung für die Vereinigung ist, durch Menschenhand ausgeführt. Durch den aus der Wundfläche hervorwachsenden Callus wird dann der innige Contact hergestellt, der das Verwachsen der Zellwände ermöglicht. Dieses wird aber, sowie die Differencirung und der Anschluss der Leitbahnen, nicht oder nur unvollständig bei denjenigen Pflanzen ausgeführt, die nicht zu einer harmonischen symbiotischen Vereinigung befähigt sind[1]).

In der Natur werden die Symbionten theilweise zufällig, theilweise durch Richtungsreize, insbesondere durch chemische Reize (Chemotropismus, Chemotaxis) zusammengeführt (II, Kap. XIV). Derartige chemische Reize spielen u. a. eine Rolle bei der Lenkung des parasitischen Pilzes in die und innerhalb der Nährpflanze (I, p. 360) und vermuthlich auch bei der Zusammenführung der Pilzfäden, die zu einem Vereinigungsgewebe zusammenschliessen (II, § 13). Vielleicht wirkt der Chemotropismus auch mit bei der bestimmten Gruppirung der Zoosporen in den Netzen von Hydrodictyon utriculatum[2]) und in den Cönobien von Pediastrum[3]). Ferner werden z. B. durch chemische Reize die Pollenschläuche und die Samenfäden gewisser Pflanzen zu der Eizelle geführt (II, Kap. XIII, XIV).

Aber auch dann, wenn eine Anlockung besteht, ist durch das Zusammentreffen noch nicht eine Vereinigung gesichert. Es ergiebt sich dieses schon aus der Thatsache, dass in das Archegonium eines Farrenkrautes die Samenfäden aller Farnspecies gelockt werden, während nur der Samenfaden derselben Art mit der Eizelle verschmilzt. Zudem geht aus dem Mitgetheilten zur Genüge hervor, dass zur Erzielung und zur Erhaltung der symbiotischen Vereinigung bestimmte Eigenschaften und Bedingungen (allgemein gesagt Affinitäten) nothwendig sind. Da wir die Factoren nicht genauer zu präcisiren vermögen (wir sehen von nicht wachsthumsfähigen Zellen ab), so muss dahin gestellt bleiben, in wie weit die Bedingungen schon durch die stationären Eigenschaften der Zelle gegeben sind, oder durch die functionellen Wechselwirkungen, oder durch besondere Reize geschaffen werden. Da alle diese Factoren variabel sind, so ist es z. B. begreiflich, dass zwar nicht der vegetative Faden, wohl aber die Copulationsschläuche von Spirogyra mit einander verschmelzen, und dass im Laufe der Entwickelung auch eine Trennung und Abstossung von Zellen ausgeführt wird. Natürlich ist eine Vereinigung ausgeschlossen, wenn der eine

---

1) Ueber Callus siehe II, § 38; über die Ursachen der Gewebedifferencirung II, § 41. — Näheres über den Vorgang der Vereinigung, über Wundholz etc. ist in den II, p. 214 citirten Schriften zu finden. — Ueber normale Verwachsungen siehe z. B. Hofmeister, Allgem. Morpholog. 1868, p. 548; Goebel, Organographie 1898, I, p. 43.

2) Vgl. Klebs, Bot. Ztg. 1891, p. 821.

3) Askenasy, Ber. d. bot. Ges. 1888, p. 127.

Symbiont durch die Stoffwechselproducte des anderen Symbionten zum Fliehen veranlasst oder geschädigt wird.

Bei der conjuncten Symbiose kann es sich im näheren um die einfache Aneinanderlagerung oder Verwachsung der Zellen, um die Aufnahme eines Symbionten in den Protoplasten oder um die sexuelle oder asexuelle Verschmelzung zweier Protoplaste handeln (II, § 48; über Plasmaverschmelzungen vgl. II, Kap. XV). Eine innige Verwachsung der Zellhaut tritt augenscheinlich nicht nur zwischen nahestehenden, sondern auch zwischen fremdartigen Symbionten ein, z. B. zwischen den Algen und Pilzen in vielen Flechten. Da ferner Pilzfäden, Amöben etc. ihren Weg in das Innere einer fremden Zelle finden, so wird sich auch ein zarter Plasmafortsatz den Weg durch die trennende Zellwand bahnen können. Dadurch wird dann, sofern, wie zumeist, der fremde Protoplast nicht verschmilzt (II, Kap. XV), ein inniger Contact, aber keine lebendige Continuität der beiden Protoplasten hergestellt[1]), die aber entstehen kann, wenn verschmelzungsfähige Protoplasten auf einander treffen. Ob diese lebendige Continuität (die Plasmaverbindungen), wie es Vöchting[2]) vermuthet, bei dem erfolgreichen Pfropfen allgemein zu Stande kommt, ist noch nicht sichergestellt. Auf Grund des harmonischen Zusammenwirkens kann die Existenz der Plasmaverbindungen nicht schlechthin gefolgert werden, weil diese Harmonie z. B. auch in Flechten besteht, deren Symbionten aller Voraussicht nach keine Plasmaverschmelzung eingehen[3]). Uebrigens sollen nach Kuhla[4]) zwischen den Zellen von Viscum album und der Wirthspflanze keine Plasmaverbindungen vorhanden sein.

Nach dem Gesagten ist eine nachträgliche Herstellung der sehr dünnen Plasmaverbindungen ebensogut möglich, wie die gröbere Verschmelzung der Protoplasten, die bei Zellfusionen durch Weglösen eines entsprechenden Wandstückes ermöglicht wird (vgl. auch II, § 13)[5]). Dürfte nun die lebendige Continuität zunächst schon bei der Zelltheilung und der Einsetzung der Zellwand erhalten bleiben (I, p. 50), so werden doch vermuthlich Plasmaverbindungen, da, wo es nöthig ist, neugebildet. Das würde also der Fall sein, wenn die Plasmaverbindung

---

1) Dem entsprechend beobachtete Noll (Sitzungsber. d. Niederrhein. Gesellsch. zu Bonn. 14. Juli 1897) beim Pfropfen verschiedenartiger Siphoneen nur eine Verwachsung der Zellhaut.

2) Vöchting, Transplantation 1892, p. 117. — Es wäre aber auch möglich, dass eine dauernde harmonische Vereinigung nur dann zu Stande kommt, wenn die lebendige Continuität durch Plasmaverbindungen hergestellt wird. — Die Bastardirung lehrt, dass auch die Protoplasten verschiedener Individuen und z. Th. verschiedener Arten verschmelzen können.

3) Nach G. J. Peirce (Proceed. of the California Acad. of Sciences 1899, III. ser., Bd. I, p. 236) senden die Pilze Haustorien in die Algenzellen. — Ueber die feinen Fortsätze, die Piptocephalis Freseniana in Mucor mucedo sendet, siehe Brefeld, Botan. Unters. über Schimmelpilze 1872, I, p. 45.

4) F. Kuhla, Bot. Ztg. 1900, p. 51. — Eine Plasmaverbindung fehlt auch zwischen Embryo und Endosperm und ist in diesem Falle auch nicht nothwendig. (Vgl. I, p. 612.)

5) Ueber das Vorkommen der Plasmaverbindungen u. ihre Entstehung vgl. das Referat von Zimmermann, Beiheft z. botan. Centralblatt 1893, Bd. 3, p. 328. Ferner A. Meyer, Bot. Ztg. 1896, p. 187; Ber. d. bot. Gesellsch. 1897, p. 166; Kohl, Bot. Centralbl. 1897, Bd. 72, p. 260; Kuhla, l. c. (Kohl, Bericht. d. bot. Gesellsch. 1900, p. 364; W. Gardiner, Proceed. of the Royal Soc. 1900, Bd. 77, p. 437.]

zwischen der Unterlage und dem transplantirten Stück oder etwa zwischen den Milchzellen und denjenigen Zellen hergestellt wird, zwischen die jene sich eindrängen (II, § 13). Vorläufig ist aber nicht bekannt, ob zwischen den Milchzellen (ebenso zwischen den sich durch gleitendes Wachsthum eindrängenden Bastzellen) und den anstossenden Zellen Plasmaverbindungen bestehen. Theoretisch kann man diese Continuität nicht fordern, da die Aufrechterhaltung der nothwendigen Correlation mit dem selbständig fortwachsenden Milchzellsystem auch ohne die Existenz von Plasmaverbindungen möglich erscheint.

Nicht genügend verfolgt ist ferner die Bedeutung und die Consequenz der Zerreissung der Plasmaverbindungen, die bei der Trennung von Zellen, vielfach auch schon bei der Bildung der Intercellularräume eintritt, die auch an Stellen entstehen, an welchen in der Zellwand Tüpfel und Plasmaverbindungen vorhanden sind. In einer gewissen Verbindung mit diesen Verhältnissen steht die Frage nach dem Vorhandensein eines extramembranösen Protoplasmaüberzuges, der wenigstens für die Intercellularräume noch nicht nachgewiesen ist[1]. Uebrigens sind die Cilien, die Plasmamasse auf der Aussenseite der Schale der Diatomeen (II, Kap. XIV) u. s. w. Beispiele für extramembranöses Plasma, das sich in schönster Weise z. B. bei Gromia oviformis (Rhizopode)[2]) findet.

Abschnitt IV.

Rückblick auf die determinirenden inneren Factoren.

§ 51. Allgemeines.

Es ist schon wiederholt betont worden, dass eine völlige, causale Aufhellung der morphogenen Leistungen und Reactionen des Organismus unmöglich ist, weil wir keine genügende Einsicht in die maassgebenden Bauverhältnisse und Eigenschaften des Protoplasten besitzen. Thatsächlich sind nicht einmal im allgemeinen die Mittel und Vorgänge aufgehellt, durch die einmal das Wachsthum, überhaupt die mechanischen Leistungen erzielt (II, Kap. II u. Kap. XVII) und durch die ferner das nothwendige Zusammenwirken der Organe und Theile des Protoplasten regulatorisch gelenkt wird[3]). Unter solchen Umständen sind wir auch nicht in der Lage, exact die Factoren (Ursachen) anzugeben, durch welche in der Ontogenese die specifische Differencirung, also die specifische Ausbildung der Zellen und Organe herbeigeführt wird. Denn wenn wir auch darthun können, dass diese Erfolge einerseits durch den jeweiligen Zustand (Eigenschaften,

1) Ueber extramembranöses Plasma vgl. Schütt, Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 33, p. 594; Bot. Ztg., Referat 1900, p. 245; O. Müller, Ber. d. bot. Gesellsch. 1899, p. 423, 1900, p. 481; Kny, Ber. d. botan. Gesellsch. 1900, p. 43 u. die an diesen Stellen citirte Lit. — Siehe auch diesen Bd. § 9.

2) O. Hertwig, Die Zelle u. die Gewebe 1893, I, p. 26.

3) Es wird hier und in Folgendem die genaue Bekanntschaft mit dem Inhalt von Kap. VII und insbesondere mit der allgemeinen Orientirung (§ 39) vorausgesetzt.

Stimmung) der Zellen (der Gewebe, der Organe), andererseits durch die besonderen Combinationen und Angriffsweise der inneren und äusseren Einflüsse (Wechselwirkungen) bedingt sind, so vermögen wir doch schon die inneren (functionellen) Wechselwirkungen (Reize) nicht genügend zu präcisiren. Was wir in dieser Hinsicht in Wirklichkeit wissen, ist in diesem Kapitel im Anschluss an bestimmte Betrachtungen mitgetheilt oder angedeutet worden. Jedoch dürfte es geboten sein, nunmehr im Zusammenhang kurz und ganz allgemein einen Ausblick auf die dirigirenden inneren Factoren (autogenen Reize) anzustellen, mit deren Hilfe und Anwendung im Dienste des Organismus so Mannigfaltiges erzielt wird. Wir sehen also ab von allen besonderen Eigenheiten und Gestaltungen, müssen aber zunächst nochmals darauf aufmerksam machen, dass auch in einem völlig homogenen Medium orientirende Einflüsse (Reize) zu Stande kommen können.

Denn einmal wird auch bei einem radiär gebauten Protoplasten in einem völlig homogenen Medium (Wasser oder Luft) durch die Veränderungen und Reactionen an der Contactfläche eine bleibende Differenz zwischen der Oberfläche und dem Inneren geschaffen. Zudem werden im Inneren des Protoplasten durch die Aufnahme von Sauerstoff und die Ausgabe von Kohlensäure (oder durch andere Stoffwechselprocesse) bestimmt gerichtete Stoffbewegungen und Concentrationsgefälle hergestellt, durch die möglicherweise orientirende Reizwirkungen im Protoplasten in analoger Weise ausgeübt werden, wie durch die Concentrationsunterschiede (Diffusion) in den chemotropischen Reactionen (II, Kap. XIII, XIV).

Vermuthlich wird durch das physikalische Spannungshäutchen in Verbindung mit anderen Factoren der Reiz ausgelöst, durch den die Formation der Plasmahaut, dieses lebendigen und reizbaren Organes des Protoplasten, veranlasst wird (I, § 18). Ferner wird nur an der Aussenfläche des Protoplasten die Zellhaut gebildet und nach der Entfernung wieder erneuert (I, p. 482, 520). Da dieser Process auch dann vor sich geht, wenn sich der Protoplast in dem ausgepressten Saft derselben Pflanze befindet, so muss nicht durch die Qualität der anstossenden Flüssigkeit, sondern durch andere Factoren bewirkt werden, dass der Protoplast gegen die Vacuolen eine Zellhaut nicht zu formiren pflegt.

Weiter ist bekannt, dass die Transpiration bezw. die hiermit verknüpften Vorgänge die bessere Ausbildung der Cuticula veranlassen (I, § 21; II, § 34). Auch wird durch die Transpiration oder vielleicht in anderer Weise durch den Contact mit Luft der Reiz ausgelöst, der bei gewissen Pilzen die Production von Sporangien oder Conidien hervorruft (II, § 34). Die Vorgänge bei diesen Reizungen und Reactionen vermögen wir ebensowenig im näheren anzugeben, wie den Complex von Factoren, durch welchen bewirkt wird, dass sich die peripherisch gelegenen Meristemzellen zu der besonders gestalteten Epidermis ausbilden, und dass sich die Organe gewisser Pflanzen wesentlich verschieden gestalten, je nachdem sie sich in Luft oder in Wasser befinden.

Sofern übrigens der einzellige oder vielzellige Organismus selbstthätig durch die ausgeschiedenen Stoffwechselproducte, durch das Einwachsen in ein anderes Medium u. s. w. die Aussenbedingungen allgemein oder localisirt modificirt, liegt in dem so erzielten Erfolg (ebenso wie bei einem auf andere Weise herbeigeführten Wechsel der Aussenverhältnisse) eine aitiogene Reaction vor. Dagegen handelt es sich um einen autogenen Vorgang in allen Fällen, in welchen die

Aussenwelt (bei Constanz der Aussenbedingungen) durch eine selbstthätige Verschiebung der Eigenschaften und des Reactionsvermögens in irgend einer Weise im Dienste des Organismus nutzbar gemacht wird (vgl. II, p. 161). Das geschieht z. B., wenn durch eine Veränderung der Sensibilität bei Constanz der Aussenbedingungen eine geotropische oder anders geartete Reaction erzielt wird, aber ebenso auch, wenn z. B. die Oberflächenspannung durch eine localisirte Veränderung der Plasmahaut bezw. durch eine localisirte Secretion derart modificirt wird, dass hierdurch eine Formänderung oder eine Bewegung des nackten Protoplasten zu Stande kommt (II, Kap. XV). Thatsächlich wird die Thätigkeit, also auch die specifische Ontogenese nur dadurch ermöglicht, dass es der Organismus versteht, die aus der Aussenwelt stammenden Bau- und Betriebsmittel in specifischer Weise in seine Dienste zu ziehen und nutzbar zu machen. Selbstverständlich kann auch schon an der einzelnen Zelle eine primär vorhandene Polarität (vgl. II, p. 187) oder eine localisirte Veränderung der Eigenschaften und Thätigkeiten die Veranlassung werden, dass durch die constanten Aussenbedingungen eine localisirte Reaction hervorgerufen und modificirt wird.

Ob und in wie weit die Aussenwelt in der besagten Weise speciell zu Orientirungsreizen nutzbar gemacht wird, kann nur von Fall zu Fall entschieden werden [1]). Voraussichtlich geschieht dieses in der Ontogenese vielfach aber nicht immer in leicht erkennbarer Weise, und es ist wohl möglich, dass zuweilen durch die localen Verschiedenheiten besondere Reizwirkungen erzielt werden, die durch eine Unterschiedsempfindung ausgelöst werden (II, Kap. XIII). Jedoch ist eine solche Ausnutzung der Aussenwelt zu directiven Zwecken nicht allgemein nothwendig. Denn thatsächlich werden durch die selbstthätigen Veränderungen und Verschiebungen im Inneren fortwährend neue Constellationen in gesetzmässiger Folge geschaffen, und vermuthlich wird in den meisten Fällen die Ontogenese ganz oder doch der Hauptsache nach durch die so gewonnenen Directionsmittel (Reize) in bestimmter Weise gelenkt.

Jedenfalls ist aber bei Constanz der Aussenbedingungen eine jede Veränderung im Geschehen, ist also die specifische Ontogenese des einzelligen und des vielzelligen Organismus durch eine selbstregulatorische Lenkung und Verschiebung der inneren Ursachen bedingt. In dieser Weise wird also die Wiederkehr der Zelltheilung veranlasst, wenn wir auch zur Zeit nicht näher angeben können, wie es kommt, dass die Zelltheilung (auch die Kerntheilung) jedesmal nach einer gewissen Vergrösserung der Zelle und des Protoplasten eintritt (II, § 12). Die Thatsache, dass die cylindrische Zelle in dem Faden einer Spirogyra etc. sich ebenso verhält, obgleich sich während des Wachsens der Querdurchmesser nicht ändert, lehrt nur, dass in diesem Falle zur Auslösung der Theilung eine Veränderung des Verhältnisses zwischen aufnehmender Oberfläche und Körpervolumen nicht nothwendig ist. Wahrscheinlich werden aber vielfach auch aus der Veränderung dieses Verhältnisses Verschiebungen des Gleichgewichtes im Organismus und dirigirende Reize entspringen [2]). Thatsächlich

---

1) Ueber die Ursachen des Generationswechsels von Pilzen, Algen u. s. w. vgl. II, § 57.

2) Bergmann sowie Leuckart haben mit Recht betont, dass durch eine dauernde dichte Auflagerung von Zellen schliesslich den Binnenzellen die Lebensbedingungen geraubt werden müssen. Vgl. O. Hertwig, Die Zelle u. die Gewebe 1898. II, p. 154.

wird im Organismus, wie es nothwendig sein muss, bei grösserer Massenzunahme durch die besondere Gestaltung, durch die Schaffung von Leitbahnen u. s. w. dafür gesorgt, dass auch zu den innersten Zellen in genügendem Maasse Sauerstoff und andere Körper gelangen.

Dass aber die Zelltheilung ein physiologischer Vorgang, also nicht etwa die rein physikalische Folge der Vergrösserung und der Oberflächenspannung ist, wurde schon früher (II, p. 46) hervorgehoben und erwiesen. Bei dieser Gelegenheit ist dargethan, dass der an die Zellwand gepresste Protoplast der turgescenten Zelle gar nicht der durch die Oberflächenspannung bewirkten Zerschnürung unterworfen ist, die sich allerdings an einem freien Flüssigkeitsfaden einstellt. Diesen physikalischen Bestrebungen widerstehen schon die dünnen Stränge eines Plasmodiums, und voraussichtlich ist auch die Theilung (Furchung) einer kugeligen oder ellipsoiden zellhautfreien Eizelle nie ein rein physikalischer Vorgang. Wird aber etwa die Oberflächenenergie in der oben angedeuteten Weise durch die Thätigkeit des Organismus zur Zertheilung eines Protoplasten nutzbar gemacht, dann liegt ebenfalls eine physiologische Operation vor.

Die obigen Betrachtungen und Erwägungen gelten nicht nur für die isolirte Zelle, sondern auch für die ganze Pflanze, für ein jedes Organ und für eine jede Zelle in diesem. Jedoch ist zu beachten, dass sich schon mit der Verkettung von zwei oder einigen Zellen (also mit der Zelltheilung) und in steigendem Maasse mit der Gewebedifferencirung und Arbeitstheilung in der besprochenen Weise (II, § 45, 46) die mannigfachsten Wechselwirkungen einstellen. Eine jede Zelle ist nunmehr jederzeit verschiedenen, local differenten Einflüssen ausgesetzt, die sowohl durch die Eigenthätigkeit der Zelle, als auch durch die Veränderung der äusseren und inneren Factoren (direct und indirect) modificirt werden. So lange die Plasmaverbindungen nicht mitwirken, handelt es sich bei aller Mannigfaltigkeit doch nur um Eingriffe, wie sie auch durch eine entsprechend gelenkte Angriffsweise der äusseren Factoren erzielbar sein würden, während bei dem Vorhandensein der lebendigen Continuität, ebenso wie im Inneren eines lebendigen Protoplasten, besondere Constellationen und Reizwirkungen in Betracht zu ziehen sind.

Wenn wir zunächst von der lebendigen Continuität (den plasmatischen Reizen) absehen, so kann man auf Grund der Erfahrungen über die äusseren Bedingungen (Kap. VI), sowie über die correlativen Beeinflussungen diejenigen Factoren bezeichnen, welche bei den inneren (den mutualistischen) Wechselwirkungen hauptsächlich in Betracht kommen werden. Es sind dieses insbesondere chemische, mechanische und durch die Wasserversorgung (Aufnahme, Leitung, Transpiration) bedingte Einflüsse. Vielleicht spielen auch electrische Ströme (II, § 28, Kap. XVI) eine gewisse Rolle, während für die direct durch die Eigenthätigkeit der Pflanze erzielten Reize Schwerkraft und Licht gar nicht, und Wärme kaum in Betracht kommen.

Chemische Einflüsse. Ganz allgemein und in sehr verschiedener Weise sind chemische Wechselwirkungen für die regulatorische Lenkung nutzbar gemacht. Es wurde auch bereits hervorgehoben (I, § 93; II, § 46), dass schon durch die Stoffwechselthätigkeit und die hierdurch erzielte Stoffvertheilung (durch Mangel und Ueberfluss) Reizwirkungen hervorgerufen werden, durch die nicht nur die Stoffwechselthätigkeit, sondern auch die Wachsthumsthätigkeit regulirt

wird. Ob freilich nur in dieser Weise z. B. die allgemeine Correlation zwischen Spross- und Wurzelsystem u. s. w. aufrecht erhalten wird, ist noch nicht entschieden, aber nicht wahrscheinlich. Denn es können ausserdem specifische Stoffwechselproducte mitwirken, und vielleicht spielen die durch die Plasmaverbindungen übermittelten Reize eine hervorragende Rolle (über Symbionten vgl. II, § 48, 50). Auch in der Technik kann man u. a. bei Zuhilfenahme von electrischen Uebertragungen und Auslösungen leichter und vollständiger bis auf grosse Entfernungen ein harmonisches Zusammenwirken erzielen, als bei alleiniger Anwendung von mechanischen Rückwirkungen und den hierdurch bewirkten Auslösungen.

Dass die Wachsthumsthätigkeit auch durch specifische Stoffe in verschiedener Weise regulirt und modificirt werden kann, ergiebt sich zur Genüge aus den Erfahrungen über die Ausseneinflüsse (II, § 30—32) und über die mutualistischen Wechselwirkungen (Gallen etc. II, § 48—50). Vermuthlich werden gerade einseitige (tropistische) und localisirte chemische Reizwirkungen vielfach zur Erzielung bestimmter Erfolge in der inneren und äusseren Ausgestaltung verwandt (II, § 50, Kap. XIII, XIV). Die Gesammterfahrungen lehren aber mit aller Sicherheit, dass nicht, wie es einige Autoren annahmen (II, § 54), jedesmal ein besonderer Reizstoff nothwendig ist, um die Bildung eines Blattes, eines Sprosses u. s. w. anzuregen (vgl. auch I, p. 521).

Mechanische Einflüsse. Dass diese nicht nur rein mechanisch, sondern auch als Reiz in Frage kommen, ist aus II, § 35—38 zu ersehen. So gut wie durch eine äussere wird aber auch durch eine innere Inanspruchnahme die Festigung regulirt werden. Ferner ist es möglich, dass bei der Selbstregulation eigenthümliche Sensibilitäten für besondere Zug-, Druck- und Bewegungsverhältnisse nutzbar gemacht sind (über Contactreize vgl. auch II, Kap. XII).

Von der Wasserversorgung hängt die Turgorhöhe ab, die wiederum (direct oder indirect) mechanische oder auslösende Wirkungen ausüben kann. Ausserdem ist schon in diesem Paragraph und an anderer Stelle (II, § 33, 34) darauf hingewiesen, dass auch durch die Wasserbewegung, durch die Transpiration und durch die mit dieser verketteten Factoren, ferner durch den Wasser- oder Luftcontact u. s. w. besondere Reize ausgelöst werden können.

§ 52. Fortsetzung.

Zwar lehren die symbiotischen Vereinigungen, dass unter Umständen zureichende Wechselwirkungen und auffallende formative Erfolge ohne die Existenz von Plasmaverbindungen möglich sind (II, § 48—50). Da aber bei einer Einheitspflanze eine lebendige Verbindung zwischen allen oder doch den meisten Protoplasten hergestellt ist[1]), so kommt dieser lebendigen Continuität jedenfalls eine sehr hohe Bedeutung zu, und zwar dürfte diese weniger in dem Transport von Nährstoffen, als in der Uebermittelung von correlativ regulirenden Wechselwirkungen bestehen (I, p. 50, 602). In der That lässt sich zeigen, dass ein kernfreies Cytoplasma zur Zellhautbildung angeregt wird, wenn es durch einen

---

1) Vgl. I, p. 50 u. II, p. 219, wo auch die Lit. citirt ist.

sehr dünnen Plasmafaden mit einem kernhaltigen Protoplasten organisch verbunden ist, während der innigste Contact einen solchen Erfolg nicht hervorruft (I, p. 45; II, p. 36). Ausserdem ist aber nicht sicher ermittelt, in wie weit die lebendige Verbindung zwischen den kernhaltigen Protoplasten für die Herstellung und die Erhaltung der Correlationsharmonie in der sich entwickelnden und in der ausgewachsenen Pflanze nothwendig oder doch von wesentlicher Bedeutung ist. Jedenfalls können in einem Plasmafaden, der ja selbst lebendiges Cytoplasma ist, neben den schon besprochenen Reizen (§ 51), auch diejenigen Wechselwirkungen übertragen werden, die nur innerhalb des Protoplasten möglich sind. Fehlt uns auch eine genügende Einsicht in diese und andere Vorgänge, so dürfte die Reizleitung durch die Plasmafäden dem Wesen nach erzielt werden: 1) durch die Uebermittlung eines bestimmten Reizstoffes, 2) durch die Uebermittlung von lebendigen Plasmatheilen, oder 3) durch die Fortpflanzung irgend eines physikalischen oder chemischen Processes.

Ein Uebertritt lebendiger Plasmamasse, der auch schon ohne die Präexistenz von Plasmaverbindungen möglich ist, kommt vielleicht häufig vor[1]), und es ist wohl möglich, dass auf diese Weise (durch Zuführung bis dahin fehlender Organe oder Organelemente etc.) besondere Erfolge erzielt werden. Ob und in wie weit dieses freilich in dem vegetativen Leben zutrifft, ist nach den bisherigen Erfahrungen nicht zu entscheiden, denn die Zuführung von lebendigen Elementen kann man dann nicht fordern, wenn Reactionen erweckt werden, zu denen der Protoplast schon für sich potentiell befähigt ist[2]).

Ferner können in einem Plasmafaden mit Hilfe von Massenströmung oder durch Diffusion Stoffe (bestimmte Reizstoffe oder Nährstoffe) übergeführt werden, die ohne die lebendige Continuität nicht aus dem einen in den anderen Protoplasten gelangen[3]). Ausserdem ist es möglich, dass (wie übrigens auch ohne Plasmaverbindungen) durch die Stoffbewegung und die hierdurch hergestellte Potentialdifferenz, also durch die Fortpflanzung bestimmter physikalischer oder chemischer Actionen und Reactionen specifische Reizimpulse übermittelt werden. Da es sich aber in letzter Instanz bei allem Geschehen um Bewegungen handelt, so kann man schliesslich ganz generell und ohne irgend eine bestimmte Voraussetzung von Reizübertragungen durch bestimmte Bewegungs- und Schwingungszustände[4]) reden.

Das Zucken einer Cilie nach einer localisirten Reizung zeigt, dass eine physiologische Reaction in einem dünnen Hyaloplasmafaden schnell fortgepflanzt wird (II, Kap. XIV). Ueberhaupt kann durch Bewegung oder die Vorgänge, durch welche die Reaction veranlasst oder ausgeführt wird, ein bestimmter Reiz auf einen anderen, in lebendiger Verbindung stehenden Protoplasten übertragen werden. Dieses ist aber auch ohne eine sichtbare Bewegung z. B. durch irgend eine chemische Reaction möglich,

1) Vgl. II, p. 219, wo zugleich auf die Verschmelzungen bei Sexualvorgängen sowie auf die symbiotische Aufnahme von fremden Organismen hingewiesen ist. Eine Ueberwanderung von Zellkernen in vegetativen Zellen hat W. Arnoldi (Flora 1900, p. 194) beschrieben. [Miehe, Flora 1901, p. 115.]

2) Desshalb sind auch die bisherigen Erscheinungen über die sog. Pfropfhybriden nicht entscheidend. Vgl. II, p. 216.

3) Vgl. I, p. 602 u. Pfeffer, Energetik 1892, p. 272.

4) Vgl. z. B. Nägeli, Theorie d. Abstammungslehre 1884, p. 58.

die sich, wie es in vielen Fällen zutrifft, von dem Erregungspuncte aus schnell oder langsam ausbreitet. Sehr schnell, nämlich mit 1300 m in 1 Sec., pflanzt sich z. B. nach Berthelot die Explosion in Nitroglycerin fort, während man bequem mit dem Auge der immerhin noch schnell fortschreitenden Umwandlung (Farbenänderung) folgen kann, die sich vollzieht, wenn man das gelbe Quecksilberjodid an einem Puncte mit rothem Quecksilberjodid berührt. Ferner tritt ein Fortschreiten des Auskrystallisirens ein, wenn man in eine übersättigte Lösung eine Spur des festen Körpers bringt[1]. Da dieser Process auch in der dünnsten Capillare von statten geht, so lässt sich diese Reaction durch einen sehr dünnen Lösungsfaden auf eine grosse Distanz übertragen.

Die Fortpflanzung einer Reaction, die mit einer Stoffbewegung verknüpft ist, tritt z. B. dann ein, wenn an dem einen Ende eines Plasmafadens (oder irgend eines Flüssigkeitsfadens) das eine Ion eines dissociirten Körpers verarbeitet wird[2]. Jedoch wird auch durch die einseitige Verarbeitung eines nicht dissociirten Körpers eine Potentialdifferenz und dadurch eine sich langsamer ausbreitende Diffusionsbewegung bewirkt. In beiden Fällen kann aber (mit oder ohne Plasmafaden) eine Störung und somit eine bestimmte Reizung auf eine andere Zelle ausgeübt werden. Uebrigens wurde schon betont, dass vielfach durch die Stoffwechselthätigkeit die regulatorisch wirksamen Reize ausgelöst werden (I, § 93; II, § 46). Wie das im näheren geschieht, ist freilich dem erzielten Erfolge nicht anzusehen, und es wurde schon darauf hingewiesen, dass vielleicht in vielen Fällen die Reizübermittlung durch Plasmafäden eine Rolle spielt (II, p. 224).

Jedenfalls kommen bei der Herstellung und Erhaltung der mannigfachen Wechselwirkungen und correlativen Regulationen verschiedene Mittel und Combinationen und demgemäss auch differente Reizwirkungen und Reizübertragungen in Anwendung. Aus dem Gesagten ergiebt sich zudem ohne weiteres, dass sich, so gut wie innerhalb eines Protoplasten, auch in einem verbindenden Plasmafaden gleichzeitig verschiedenartige Processe und Reizleitungen abspielen können und sicher abspielen werden. Da aber die Eigenschaften (Reactionsfähigkeiten u. s. w.) des Protoplasten erfahrungsgemäss je nach den obwaltenden Bedingungen modificirt werden, so wird sicherlich auch die Leit- und Functionsfähigkeit der Plasmaverbindungen, überhaupt der Leitbahnen, je nach der Inanspruchnahme und der anderweitigen Beeinflussung (labile Induction etc.) Verschiebungen erfahren, die wiederum ungleich für die von derselben Zelle ausstrahlenden Plasmaverbindungen ausfallen können. Ferner bringt es die Wechselwirkung mit ungleichwerthigen Zellen und Organen mit sich, dass gegen die einzelne Zelle verschiedenartige Reize gerichtet sind, die local angreifen und sich mannigfach durchkreuzen und beeinflussen. Zur richtigen Würdigung dieses verwickelten Verhältnisses ist wohl zu beachten, das der Erfolg nicht nur von dem Reize, sondern in erster Linie von den Eigenschaften der reagirenden Zelle (oder des Organes) abhängt, dass aber schon in dem einzelnen Protoplasten durch die verschiedenartige Combination der zur Verfügung stehenden Mittel die mannigfachsten Resultate erzielbar sind (I, § 7—9). Mit Rücksicht auf die Reizübermittlungen darf man immerhin, um ein Bild zu gebrauchen, an

---

1) Vgl. Ostwald, Grundriss d. allgem. Chemie 3. Aufl., 1899, p. 328.

2) Demgemäss wird auch durch einen electrischen Strom eine Separirung der Ionen und damit eine Reizursache hergestellt werden können.

das Telephon erinnern, das gestattet, mit Hilfe der verschiedenartigen Schwingungen auf demselben oder auf verschiedenen Wegen in die Nähe und in die Ferne die mannigfachsten Befehle zu übermitteln, deren Erfolg aber wiederum von den jeweiligen Eigenschaften des Empfängers und des Empfangsortes abhängt (I, p. 26).

Durch die Gegenreaction, die eine jede Störung des Gleichgewichtszustandes hervorruft, wird in dem höchsten wie in dem niedersten Organismus stets die Wiederherstellung der früheren Reiz- und Reactionsfähigkeit (auch in den Leitbahnen) angestrebt. Es ist dieses auch dann der Fall, wenn eine (permanente) Reizung unterbrochen wird, die darauf berechnet ist (z. B. bei Tropismen, labilen Inductionen), bei continuirlichem Wirken den neugeschaffenen Gleichgewichtszustand zu erhalten (I, § 3).

Die Erfahrungen an Pflanzen lehren, dass eine allseitige und innige Reizverkettung möglich ist, ohne dass zu diesem Zwecke, wie bei den Thieren, als Product der höheren Differencirung und Arbeitstheilung distincte Nerven in Anwendung kommen, durch die naturgemäss, weil sie als eine specificirte Verbindungsbahn zwischen bestimmten Sinnesorganen und Centren functioniren, jedesmal nur bestimmte Reizerfolge ausgelöst werden. Obgleich es nun im allgemeinen leichter ist, eine in den Vordergrund tretende Hauptfunction zu erforschen, so ist doch bis dahin auch nicht bekannt, durch welche Vorgänge der Reiz im Nerven fortgepflanzt wird[1]. Sollte aber die Aufklärung gelingen, so würde damit doch nur eine Specialfunction, nicht aber die Gesammtheit der Reizverkettungen im Organismus, auch nicht die Gesammtheit der mannigfachen Reizleitungen in dem Protoplasma oder speciell in den Plasmafäden erkannt sein, die man als den ersten Schritt zur Differencirung von Nervenbahnen ansehen kann.

Aus den vorliegenden anatomischen Erfahrungen lassen sich keine sicheren Schlüsse in Bezug auf die Function der Plasmaverbindungen ableiten. Die auf meine Veranlassung von Townsend[2] ausgeführten Untersuchungen zeigen aber, dass sich durch zielbewusste Untersuchungen sehr wohl gewisse Aufschlüsse gewinnen lassen. Denn wie sich darthun lässt, dass durch die Plasmaverbindungen in der Zellwand und ebenso durch die dünnen Plasmafäden, die den plasmolytisch zerfallenen Protoplast verbinden, gewisse vom Zellkern abhängige Wechselwirkungen übertragen werden, wird ohne Frage auch der Verfolg noch anderweitigen Reizleitungen gelingen. Es ist auch sicher zu erwarten, dass eingehendere Studien in dieser Richtung nicht nur interessante Aufschlüsse über die Fortpflanzungsschnelligkeit, die Ausbreitungsdistanz u. s. w., sondern auch einen gewissen Einblick in den Leitungsprocess zu Tage fördern werden.

Da die Plasmaverbindungen in der Zellhaut, ebenso die plasmolytischen Verbindungsfäden aus Hyaloplasma bestehen, so folgt daraus, dass dieses für die Fortpflanzung der bezüglichen Reizleitungen genügt. Doch geht schon aus der Aufrechterhaltung der functionellen Harmonie in den einzelnen Protoplasten hervor, dass die von den verschiedenen Plasmaorganen ausgehenden Wechselwirkungen (Reize) auch durch das übrige Protoplasma übermittelt werden. Damit ist nicht gesagt, dass ein jeder Reiz

1) Vgl. die Lehrbücher der Thierphysiologie. — Die electrische Spannungsänderung, die mit der Inanspruchnahme des Nerven sich einstellt, kann ebensogut nur secundär, doch als eine Folge des (vermuthlich chemischen) Nervenprocesses auftreten.

2) Townsend, Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, Bd. 30, p. 484. Vgl. I, p. 45; II, p. 225.

gleich gut in allen Theilen des Protoplasmas fortgepflanzt wird. Vielmehr ist bei der physiologischen Ungleichwerthigkeit (bei der chemischen und physikalischen Verschiedenheit) eher ein Unterschied zu erwarten, und es ist sogar nicht ausgeschlossen, dass einzelne Reize nur in bestimmten Theilen des Protoplasten fortgepflanzt werden. Zudem wird ohne Frage die Leitfähigkeit mit der jeweiligen Gruppirung der Theile und der Inanspruchnahme (Stimmung) modificirt. Man muss desshalb die Möglichkeit zugeben, dass z. B. die von einer Zelle ausgehenden Plasmaverbindungen unter den obwaltenden Bedingungen eine verschiedene Leitbefähigung besitzen, wenn sie auch von Haus aus gleichwerthig und potentiell gleich befähigt sind.

Für die Schnelligkeit der Reizleitung können ferner sehr wohl die Gesammtgestaltung des Protoplasten, sowie die Gruppirungen im Inneren des Protoplasmas von Bedeutung sein. Zum Beispiel werden schon dann, wenn sich der Kern an einem Ende der Zelle befindet, die von ihm ausstrahlenden Wechselwirkungen nicht gleich schnell zu allen Theilen des Cytoplasmas gelangen, gleichviel ob die Transmission im ruhenden Protoplasma oder durch das strömende Protoplasma vermittelt wird. Auch mag die Schnelligkeit und Intensität, mit welcher ein Reiz z. B. in der Längsrichtung einer Zelle transmittirt wird, schon durch eine geeignete Anordnung der Plasmastränge selbst dann gefördert werden, wenn der Wandbelag ebenfalls den Reiz leitet. Weiter kann durch die Spärlichkeit oder das gänzliche Fehlen der Plasmaverbindungen in den Seitenwänden der Zelle erreicht werden, dass in einem Gewebe ein Reiz energischer oder allein in der Längsrichtung der Zellen fortschreitet. Uebrigens wird auch in anderer Weise eine mehr oder weniger weitgehende Einengung der Stoffwanderung und somit der durch diese vermittelten Reizverkettungen (Reizleitungen) auf bestimmte Gewebebahnen erzielt (I, Kap. X).

Näheres ist freilich nicht bekannt, und so konnte ich in Bezug auf diese verwickelten Probleme nur auf einige Möglichkeiten hinweisen. Da nachweislich im Protoplasma gewisse Gruppirungen, auch faserige Structuren, in Verbindung mit anderen Aufgaben und Functionen auftreten, so kann nur durch kritische Untersuchungen entschieden werden, ob Systeme von Fibrillen, die Němec[1]) in gewissen Fällen fand, speciell auf die Leitung von Reizen berechnet sind. Sicherlich handelt es sich aber bei diesen Fibrillen nur um transitorische und reversible Gruppirungen im Protoplasma, durch welche die Reizleitung in der Zelle nicht erst geschaffen, aber möglicherweise gefördert wird. Wie dem aber auch sei, so lehrt doch schon der noch unaufgeklärte Leitprocess in den differencirten Nervenfasern, dass mit der besten formalen Kenntniss der Leitbahnen keine Einsicht in die Processe gewonnen ist, durch welche die Leitung vermittelt wird.

Wenigstens eine gewisse Einsicht in die Reizfortpflanzung liegt dann vor, wenn die Reizung durch die Störungen verursacht wird, welche die Stoffwechselthätigkeit und die von dieser regulatorisch gelenkte Stoffzufuhr in benachbarten oder fernen Zellen und Organen hervorrufen[2]). Denn dann sind, so weit wir diese Processe kennen, die Mittel gekennzeichnet, durch welche diese Potentialdifferenzen geschaffen und demgemäss die Reize bis in die reagirenden Zellen und Organe in denselben Bahnen fortgepflanzt werden, die den Stofftransport vermitteln. In anderen Fällen mag die reizauslösende Störung umgekehrt durch die Zufuhr von Stoffen bewirkt werden. Ausserdem dürften öfters bestimmte Stoffwechselproducte

1) Němec, Biol. Centralbl. 1900, Bd. 20, p. 369. — Vgl. auch Hörmann, Studien über Protoplasmaströmung bei d. Characeen 1898, p. 76. [Němec, Die Reizleitung und die reizleitenden Structuren 1901.]

2) Bd. I, § 93 u. Kap. X. — Wir sehen ab von der mechanischen Reizfortpflanzung bei Mimosa. Vgl. II, § 53.

(Reizstoffe) zur Uebertragung von Reizwirkungen benutzt werden. So ist es wahrscheinlich, dass derartige Vorgänge bei der Auslösung der formativen Reactionen in den symbiotischen Vereinigungen eine Rolle spielen (II, § 48—50), und zudem ist bekannt, dass von der Zelle vielfach bestimmte Secretionen benutzt werden, um bestimmte Wirkungen auf die Umgebung auszuüben (I, § 65, 91).

Ob in anderen Fällen zur Reizübermittlung die Fortpflanzung einer chemischen oder physikalischen Reaction in einem (labilen) System benutzt wird, ist zwar nicht erwiesen, jedoch wahrscheinlich. Dass eine derartige Fortpflanzung auf verschiedene Weise möglich ist, ist schon aus den p. 226 erwähnten Beispielen (Explosion, Zustandsänderung im Quecksilberjodid, Auskrystallisiren einer übersättigten Lösung) zu ersehen. Da eine jede dieser Reactionen nur durch einen bestimmten Anstoss ausgelöst wird (das Auskrystallisiren aus der übersättigten Lösung z. B. durch die Berührung mit einem Krystallsplitter derselben Substanz), so leuchtet ein, dass in derselben Bahn je nach dem Anstoss eine besondere Reaction ausgelöst und demgemäss verschiedene Reizwirkungen übermittelt werden können.

Nach den angedeuteten Principien können Reize mit und ohne lebendige Continuität befördert werden, jedoch ist die Leitung auf die Plasmabahnen beschränkt, wenn die bezüglichen Stoffe und Systeme nur in dem Protoplasma vorhanden sind. In diesem, also auch in den Plasmaverbindungen, ist aber eine Reizfortpflanzung ausserdem auf verschiedene Weise, so auch durch bestimmte physiologische Reactionen denkbar. Eine solche physiologische Fortpflanzung würde z. B. vorliegen, wenn (analog wie etwa in einer Kette von Lebewesen) bei einer localisirten Reizung die unter einander verketteten Organe und Bauelemente des Protoplasmas ebenfalls in einen Erregungszustand versetzt werden. Ausserdem ist es nicht unmöglich, dass ein localisirter Orientirungsreiz bestimmte Verschiebungen und Orientirungen nicht nur in den direct betroffenen Theilen, sondern durch Vermittlung dieser auch in den sich anreihenden Bausteinen des Protoplasmas veranlasst. Ferner ist schon darauf hingewiesen, dass besondere Erfolge durch die Einwanderung von lebendigen Theilen erzielbar sind. Begreiflicherweise kann die Fortpflanzung einer physiologischen Reaction mit chemischen Processen und electrischen Schwankungen verknüpft sein, die vielfach durch chemische Vorgänge verursacht werden (II, Kap. XVI). Auch in den Nerven der Thiere dürften die electrischen Schwankungen nur die Begleiterscheinungen und Folgen des noch nicht aufgeklärten Leitungsprocesses sein.

Da die Reizleitungen nur ein Bindeglied in den Reizungsvorgängen sind, so lassen sich aus den allgemeinen Erwägungen über diese auch die allgemeinen Gesichtspuncte über jene ableiten (vgl. I, § 3). Wird also z. B. in der Reizreaction ein neuer Gleichgewichtszustand herbeigeführt, so muss der die Reizleitung vermittelnde Process so lange in gleichem Sinne thätig sein, als die Reaction anhält. Wenn dann das Organ nach der Beseitigung des (inneren oder äusseren) Reizanstosses in die frühere Gleichgewichtslage zurückkehrt, so ist damit zugleich gesagt, dass die auslösenden Impulse aufhörten, die durch die Leitbahn übermittelt und ausgeübt wurden. Durch die Erweckung der ausgleichenden Gegenreactionen, sowie durch die Gesammtheit der Widerstände und der Verhältnisse, welche die Ausbreitung des Reizes beeinflussen, wird es auch bewirkt, dass sich ein Reiz mit nachlassender Intensität und nur auf eine gewisse Distanz fortpflanzt. Durch die ausgleichende Thätigkeit wird ferner erzielt, dass die Leitfähigkeit erhalten und auch dann wieder hergestellt wird, wenn etwa die für den Leitungsprocess zur Verfügung stehende Spannkraft plötzlich activirt und aufgebraucht wird. Als Resultante aus der angestrebten Reaction und der mit der Entfernung die Oberhand gewinnenden Gegenreaction würde sich übrigens ein Leitungsprocess auch dann nur auf eine gewisse Entfernung erstrecken, wenn er

durch Vorgänge vermittelt wird, wie sie in der Fortpflanzung einer Explosion oder des Auskrystallisirens aus einer übersättigten Lösung vorliegen.

Sofern ein von aussen wirkender oder ein zugeleiteter Reiz nicht einfach den Anstoss zu einer ein für allemal festbestimmten Reaction giebt, sondern in bestimmter Weise orientirend wirkt, muss dieses durch die Art und Weise des Angriffes, in Verbindung mit der Gesammtheit der obwaltenden Verhältnisse bedingt sein. Wir wissen aber heute nicht zu sagen, durch welche speciellen Einrichtungen und Mittel es z. B. erreicht wird, dass durch die von der geotropisch oder traumatisch gereizten Wurzelspitze ausstrahlenden Reize in der Actionszone der Wurzel eine ganz bestimmt gerichtete Krümmung veranlasst (Kap. XIII), oder dass, je nach der Natur der correlativen Reizwirkung, an derselben Stelle eine formativ verschieden wirkende Thätigkeit erweckt wird.

§ 53. Allgemeiner Ausblick auf die Reizleitungen.

Die Betrachtung des correlativen Waltens hat uns gezeigt, dass mit der regulatorischen Lenkung des vitalen Getriebes in jeder Pflanze (auch schon in dem einzelnen Protoplasten) mannigfache und auch reflectorische Reizverkettungen und Reizleitungen verknüpft sind (II, § 45, 46). Hieraus folgt zugleich, dass ein jeder äusserer Eingriff, ein jeder Reiz, der zunächst nur eine locale Reaction hervorruft, ebenso wie eine jede locale Störung, die correlativ verketteten Organe in Mitleidenschaft ziehen und somit auch eine gewisse Reizausbreitung veranlassen muss (vgl. II, § 45, 46 etc.). Wenn diese ganz allgemeine Verbreitung und Nothwendigkeit der Reizverkettung und Reizleitung bisher zumeist übersehen wurde, so hat dieses seinen Grund wesentlich darin, dass die Causalität des correlativen Waltens nicht gebührend berücksichtigt wurde, und dass bei der Beurtheilung dieser Fragen das Augenmerk zumeist nur auf die durch einen äusseren Anstoss veranlassten Bewegungsvorgänge gerichtet war[1]. Diese, die allerdings bei der Pflanze in den meisten Fällen annähernd localisirt bleiben, bilden aber nicht den ganzen Inhalt der Reizreactionen, welche immer mit Stoffwechselprocessen und mit den durch diese regulatorisch gelenkten Stoffwanderungsvorgängen verknüpft sind, die nahe und ferne Organe in Mitleidenschaft ziehen. In manchen Fällen wird aber der Bewegungsreiz von der reagirenden oder der percipirenden Stelle in so augenscheinlicher Weise weiter verbreitet, dass die Reizleitung ohne weiteres in die Augen springt.

Am längsten bekannt ist die Reizleitung in Mimosa pudica, die dadurch erzielt wird, dass sich von einem Einschnitt in den Stengel oder von dem gereizten Gelenk aus die Veränderungen des Wasserdruckes und der Wasserbewegung ausbreiten, und dass durch diese Störung (also rein mechanisch) zuerst das nächstgelegene, allmählich aber auch die ferneren Gelenke gereizt werden (II, Kap. XII). Auf eine rein mechanische Weise, nämlich durch die Zerrungen, welche die sich contrahirende Zelle ausübt, wird auch der Reiz in dem Staubfaden der Cynareen, Berberideen etc. fortgepflanzt, in welchem die durch die Reizcontraction bewirkte Wasserbewegung nicht ausreicht, um in dem benachbarten Staubfaden eine Bewegung auszulösen (II, Kap. XII).

1) Vgl. übrigens Pfeffer. Die Reizbarkeit der Pflanzen 1893 (Sep. a. Verh. d. Gesellsch. deutsch. Naturf. u. Aerzte).

Wichtiger als diese rein mechanischen Reizübermittlungen und von allgemeinster Bedeutung sind die übrigen (physiologischen) Reizleitungen, die allein für die regulatorischen Wechselwirkungen in Betracht kommen. Zu diesen physiologischen Transmissionen zählen auch die Reizleitungen, die von der geotropisch, hydrotropisch oder traumatropisch empfindlichen Wurzelspitze oder von der heliotropisch sensiblen Spitze des Scheidenblattes gewisser Gramineenkeimlinge ausgehen und in der Actionszone der betreffenden Organe eine bestimmt gerichtete Krümmungsbewegung veranlassen (II, Kap. XIII; vgl. auch II, p. 228). Ferner gehören hierher die von dem sensiblen Köpfchen der Blatttentakeln von Drosera ausgehenden Impulse, welche in dem Tentakelstiele sowohl eine Reflexbewegung, als auch eine mit der Secretionsthätigkeit zusammenhängende chemische Reaction auslösen (II, Kap. XII). Dem Wesen der Sache nach liegt auch in diesen und ähnlichen Fällen eine Bewegungsreaction vor, die in einer correlativen Beziehung zu dem in einen bestimmten Reizzustand versetzten sensiblen Organ steht und die demgemäss mit dem Reizzustand in der sensiblen Zone modificirt wird.

Da gewöhnlich eine merkliche und oft eine längere Zeit verstreicht, bevor die Pflanze auf die Reizung mit einem sichtbaren Erfolge antwortet (vgl. II, Kap. XII, XIII), so stösst eine exacte Ermittlung der Schnelligkeit der Reizleitung oft auf Schwierigkeiten. Jedoch ist soviel gewiss, dass in der Pflanze der Regel nach die physiologischen Reize nur langsam fortgeleitet werden. So rückt z. B. die von der Wurzelspitze ausgehende geotropische, sowie die von der Spitze des Scheidenblattes des Keimlings von Avena ausgehende heliotropische Reizung, sogar unter günstigen Bedingungen, in 5 Min. nur um 1—2 mm vor (II, Kap. XIII), und ohne Frage werden correlative Reize oft noch langsamer fortgepflanzt[1]). Dagegen erreicht die mechanische Reizleitung in Mimosa pudica eine Schnelligkeit bis zu 15 mm in 1 Sec. (II, Kap. XII), und in dem Blatte von Dionaea muscipula pflanzt sich die electrische Schwankung in 1 Sec. bis zu 200 mm fort (II, Kap. XVI). Das ist freilich immer noch eine geringe Schnelligkeit gegenüber der Reizleitung in den Nerven, die über 30 m in 1 Sec. beträgt, jedoch in gewissen Nerven viel langsamer verläuft (vgl. die Lehrbücher der Thierphysiologie). Offenbar ist die Leitschnelligkeit, den verschiedenen Aufgaben entsprechend, in einem sehr ungleichen Maasse ausgebildet. Es ist auch einleuchtend, dass die Nerven der höheren Thiere, um ihren Zweck erfüllen zu können, mit einer schnellen Leitfähigkeit ausgestattet sein müssen. Dagegen reicht eine langsame Reizleitung vollständig aus, um in der Pflanze das harmonische Zusammenwirken zu erzielen, und es ist bekannt, dass auch in den Thieren, da wo es angeht, vielfach träge Reizleitungen benutzt werden. Andererseits ist zu erwarten, dass z. B. in einer Colonie von Volvox durch eine verhältnissmässig schnelle Reizleitung das harmonische Zusammenarbeiten der Cilien der einzelnen Zellen erzielt wird (II, Kap. XIV).

Dieser kurze Ausblick auf Reizleitungen, unter Berücksichtigung von Reactionen, die erst weiterhin behandelt werden, schien geboten, um im Anschluss an die

---

1) Es ist das aus der Zeit zu entnehmen, die verstreicht, bis auf locale Eingriffe eine Reaction erfolgt. — Einige Messungen bei Townsend, Annals of Bot. 1897. Bd. 11, p. 509. Vgl. auch II, p. 158.

internen Wechselwirkungen auf die Allgemeinheit, sowie auf die verschiedene Bedeutung und Ausführung der Reiztransmissionen aufmerksam zu machen. Eine nähere Einsicht in den physiologischen Leitungsprocess ist auch in den oben erwähnten Reactionen nicht gewonnen (vgl. II, § 52; über die Reizperceptionen siehe I, § 3; II, Kap. XII—XV). Die Erfahrung, dass die heliotropische Reizleitung in dem Cotyledon von Avena (Kap. XIII), die Stossreizleitung in der Narbe von Mimulus luteus (II, Kap. XII) nach Durchschneidung der Gefässbündel nicht unterbrochen ist[1]), vermag die Leitbahnen, aber nicht den Leitungsprocess zu präcisiren (II, § 52). Die geringe Schnelligkeit der Reizfortpflanzung bestätigt nur, dass die Transmission nicht durch electrische Ströme vermittelt wird. (Ueber langsame und schnelle Fortpflanzung chemischer Reactionen vgl. II, p. 226.)

Abschnitt V.

§ 54. Theoretisches.

Gelingt es einen dirigirenden und determinirenden Factor zu präcisiren, auf welchen der Organismus (die Zelle oder ein Organ) in bestimmter Weise reagirt, so ist damit, wie bei jedem Reizvorgang, nur der äussere Anstoss festgestellt. Die Reactionsfähigkeit, sowie die specifische Thätigkeit und Gestaltung sind aber durch die Gesammtheit der inneren Eigenschaften (durch Bau und Structur) bedingt, die bei der besten Kenntniss des veranlassenden Reizes unbekannt bleiben, gleichviel ob es sich um einen äusseren oder inneren (functionellen) Reiz handelt. Wenn nun auch die nähere Feststellung einer veranlassenden Ursache (eines Reizes) einen wesentlichen Fortschritt bedeutet, so ist es doch jedenfalls irrig, wenn, wie es öfters geschieht, die Erkenntniss eines einzelnen Factors als eine allseitig zureichende Causalerklärung des complexen vitalen Phänomens angesehen wird.

Der specifische Character der Art und somit die specifische Ontogenese ist, wie schon an anderer Stelle hervorgehoben wurde, in den uns unbekannten Eigenschaften des Protoplasten begründet[2]). Dieser ist aber ein gegliederter Organismus, dessen Leistungen wiederum durch das selbstregulatorisch gelenkte Zusammengreifen der aufbauenden Theile erzielt und bestimmt werden. Von diesen Bauelementen treten uns z. B. Zellkern und Chromatophoren als differencirte Organe entgegen, die (wie alles Lebendige) von ihresgleichen abstammen, die sich also durch Theilung vermehren. Durch die vitale Thätigkeit des Keimplasmas werden dann sachgemäss Producte und auch Organe (Zellhaut, Vacuolen) neu gebildet, die im Dienste des Organismus wichtige und zum Theil unentbehrliche Functionen zu vollbringen haben. Andererseits lehren z. B. die

---

1) Aehnliches fand J. Massart (La cicatrisation 1898, p. 38) für die Leitung des Wundreizes. — Ueber die Ausbreitung der Wärmeproduction vgl. II, Kap. XVI.

2) Vgl. für dieses und das Folgende Bd. I, § 7—10, sowie § 1—5.

Chromatophoren, dass Organe, die sich nur durch Descendenz erhalten, verschieden ausgebildet, also zu verschiedenen Zielen und Zwecken nutzbar gemacht werden. Uebrigens erfährt auch der ganze Protoplast, und mit ihm das Keimplasma bestimmter Zellen, verschiedenartige reparable und irreparable Verschiebungen (II, § 40—42).

Alle direct und indirect wahrnehmbaren Modificationen des bisherigen Baues und der bisherigen Thätigkeit der Pflanze sind zugleich Belege für Veränderungen in den inneren Bedingungen und Wechselwirkungen, die wir zur Zeit nicht befriedigend in die maassgebenden Factoren zu zergliedern vermögen, auch dann nicht, wenn wir z. B. summarisch die Wechselwirkungen zwischen Zellkern und Cytoplasma in das Auge fassen. Man begiebt sich also immer auf hypothetisches Gebiet, wenn man versucht, im näheren die Eigenschaften und Leistungen des Protoplasten aus Bau und Structur zu erklären. Für uns ist es aber nicht geboten, den diesbezüglichen verschiedenen, speculativen Betrachtungen zu folgen, und ich beschränke mich desshalb darauf, die Grundideen der hauptsächlichen Theorien anzudeuten[1]).

Wie schon erwähnt (I, p. 41) stimmen die verschiedenen Hypothesen, gleichviel ob sie wesentlich im Anschluss an Fragen über den Aufbau oder über die Ontogenese und die Erblichkeit aufgestellt wurden, insofern überein, als allgemein eine Zusammensetzung des Protoplasmas aus kleinsten organisirten Theilchen[2]) angenommen wird, die sich durch selbstthätiges Wachsen und Theilen erhalten und vermehren, und die sich direct oder nach Gruppirung zu höheren Einheiten zu einem einheitlichen Ganzen, dem Protoplasma, vereinen. Sehen wir von den besonderen Ausmalungen im Lichte einer bestimmten Theorie ab, so differiren die Auffassungen dem Wesen nach hauptsächlich darin, dass von Darwin, de Vries, Weismann u. a. ebensoviel specificirte Pangene (Biophoren, physiologische Einheiten, Keimchen, Determinanten) angenommen werden, als es besondere Organe und Eigenschaften des Organismus giebt, während Nägeli, O. Hertwig u. a. mit einer begrenzteren Zahl von Pangenen auskommen, durch deren verschiedenartige Vereinigung (direct oder nach Formirung von Systemen höherer Ordnung) die mannigfachen Constellationen und Leistungen erzielt werden. Auf diese Weise kann in der That ebenso gut eine ungeheure Mannigfaltigkeit zu Tage gefördert werden, wie durch die Composition der 24 Buchstaben des Alphabetes zu Worten und Sätzen oder durch die verschiedene Vereinigung von 3 oder 4 Elementen zu organischen Verbindungen. Jedenfalls sind mit einer solchen Auffassung alle Erfahrungen über die specifische Ontogenese, über Erblichkeit und Variation ebenso gut vereinbar, wie mit den Ansichten von Darwin und Weismann, nach denen sich nur solche Organe und Eigenschaften entwickeln können, für welche sich ein besonderes Pangen (Determinante) findet, das nach seiner Activirung den specifischen formativen Erfolg veranlasst und dirigirt. Uebrigens wird die Kluft zwischen den beiden Theorien theilweise oder auch gänzlich überbrückt, wenn man die specificirten Determinanten als ein nicht unbedingt stabiles und vielleicht nur bedingungsweise entstehendes Compositum aus Pangenen ansieht.

1) Näheres über die verschiedenen Theorien sowie über die einschlägige Lit. ist u. a. zu finden bei Delage, La structure du protoplasme et l'hérédité 1895; Wiesner, Elementarstructur 1892; O. Hertwig, Zelle u. Gewebe 1893, I, p. 267; 1898, II, p. 280.

2) Ich schlug vor (I, p. 41) diese lebenden Theilchen ohne jede anderweitige theoretische Voraussetzung im Anschluss an Ch. Darwin Pangene zu nennen. Ueber andere Bezeichnungen vgl. I, p. 41.

Da die specificirten Pangene nur den Anstoss geben, in einer jeden Reizung aber der Verlauf der Reaction von den reagirenden Theilen abhängt, so muss eine bestimmte Determinante, wenn sie auf verschieden gestimmte (labil inducirte oder anderweitig veränderte) Protoplasten anregend wirkt, nothwendig einen verschiedenen Erfolg hervorrufen, oder wenn das vermieden werden soll, muss dafür gesorgt sein, dass die Determinante nur dann wirksam wird, wenn sich der Protoplast in einer ganz bestimmten Stimmung befindet. Damit ist zugleich angedeutet, dass man, wie immer, mit den nöthigen Hilfshypothesen den Werth der soeben erwähnten physiologischen Forderung problematisch machen kann. Jedenfalls muss aber bei der Annahme von nur auslösenden Determinanten der Reactionserfolg immer von den Eigenschaften und Fähigkeiten der reagirenden Theile und der Gesammtheit der Wechselwirkungen in diesen abhängen.

Während in den Hypothesen von Darwin und Weismann die Reizwirkung von lebendigen Theilchen (den specificirten Pangenen) ausgeht, die unter besonderen Bedingungen in der Zelle aus ihrer Ruhe erweckt werden oder die von einem anderen Protoplasten aus zuwandern, nimmt Sachs[1]) für Wurzel, Blatt, überhaupt für eine jede besondere formative Production einen specifischen Reizstoff, d. h. ein Stoffwechselproduct an, das nicht, wie die specificirten Pangene, in der Eizelle präformirt sein muss. Obgleich eine jede vitale Thätigkeit auf chemischen Processen basirt, und obgleich chemische Reize eine besonders hervorragende Rolle spielen (II, § 30—32, 51), liegt in dieser Forderung specifischer Reizstoffe ein Verkennen des selbstregulatorischen Getriebes, in dem sich der Erfolg stets als Resultante aus dem Zusammenwirken verschiedener Factoren ergiebt und in dem somit durch verschiedene Combination derselben Factoren ein anderer Erfolg erzielt wird[2]). Es ist aber gewiss kein Fortschritt, wenn man, wie es Sachs thut, um für einen jeden unbekannten Complex einen anschaulichen Ausdruck zu finden, unter ungerechtfertigter Generalisirung einiger Fälle von auffallender chemischer Reizung, einen besonderen Reizstoff annimmt, ohne wirkliche Wahrscheinlichkeitsgründe für die Existenz dieser specifischen Reizstoffe beizubringen. Denn, wie auch schon von anderer Seite[3]) dargethan wurde, verlangt keines der von Sachs herbeigezogenen Beispiele die ihm von diesem Forscher beigelegte Deutung. Ich gehe desshalb nicht auf Einzelheiten, auch nicht auf die mechanistische, ebenfalls nicht zutreffende Ansicht ein, dass durch die Schwerkraft eine Trennung gewisser Reizstoffe und dadurch die differente Productionsthätigkeit an Spitze und Basis eines Sprosses u. s. w. verursacht werde (II, p. 194).

Die obigen Auseinandersetzungen sind (wie die Keimchentheorie von Ch. Darwin und ebenso die Idioplasmatheorie von Nägeli) so allgemein gehalten, dass sie sich ohne weiteres dem sichtbaren und dem hypothetischen Bau des Protoplasten accommodiren lassen. Eine solche Accommodation an eine bestimmte

---

1) Da Sachs späterhin (Flora 1893, p. 236) nur specifische Reizstoffe angenommen hat, so gehe ich nicht auf dessen frühere Ansicht ein (Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1880, Bd. 2, p. 452; 1882, Bd. 2, p. 689), in der, allerdings nicht immer in bestimmter Weise, die specifische formative Wirkung der Qualität der Nährstoffe zugeschrieben wurde. Es bedarf aber keiner besonderen Betonung, dass zuerst die Qualität des Organismus, nicht aber die der verarbeiteten Nahrung entscheidend ist.

2) Vgl. II, § 45 ff. und Bd. I, p. 520, wo auch ausgesprochen ist, dass für die Selbststeuerung nicht besondere Ermüdungsstoffe nothwendig sind.

3) Siehe z. B. Vöchting, Organbildung 1884, II, p. 194; Jahrb. f. wiss. Bot. 1885, Bd. 16, p. 390; 1900, Bd. 34, p. 83, 107; Reinke, Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, Bd. 31, p. 262. — Ueber die ultravioletten Strahlen als Producenten blüthenbildender Stoffe vgl. II, p. 121.

Theorie ist z. B. sowohl von Weismann, als auch von O. Hertwig durchgeführt, die beide den Zellkern in den Vordergrund stellen und als alleinigen Träger der Erbmasse ansehen. Es ist aber schon früher (I, § 9) betont, dass der Protoplast nur in der Vereinigung und dem Zusammenwirken des Zellkerns und des Cytoplasmas (resp. der Organelemente in diesem) besteht, und dass unter allen Umständen das Cytoplasma einen gewissen, in manchen Fällen aber voraussichtlich den überwiegenden Antheil an einer bestimmten vitalen Thätigkeit haben wird. Uebrigens sind in der letzten Zeit mehr und mehr Stimmen[1]) gegen die supponirte Alleinherrschaft des Zellkerns laut geworden.

Auch dann, wenn wir von einer besonderen Theorie absehen, also die Gesammtheit der formativen Processe (oder auch der Stoffwechselprocesse) unter Zugrundelegung der realen Erfahrungen überblicken, so ist klar, dass die mannigfachen Leistungen durch das selbstregulatorisch gelenkte Zusammenwirken der verschiedenen Theile des Protoplasten zu Stande kommen, die theilweise immer nur von ihresgleichen abstammen (sich durch Descendenz erhalten), theilweise durch den lebensthätigen Protoplasten als Neuformationen gebildet werden. Somit kann man wohl sagen, dass Präformation (Evolution) und Epigenesis zusammengreifen, dass also die Ontogenese, um mit Driesch[2]) zu reden, eine epigenetische Evolution vorstellt. Wenn man sich freilich nicht von den engherzigen Definitionen frei machen kann, die vielfach beiden Ausdrücken beigelegt wurden und werden, so ist es besser, den Gebrauch dieser Worte zu vermeiden und daran zu denken, dass der Organismus und die Natur sich nicht um die vom Menschengeist zurechtgelegte Schablone kümmern.

Kapitel VIII.

Variation und Erblichkeit[3]).

§ 55. Die inneren Bedingungen für eine erbliche Variation.

Die derzeit lebenden Arten sind derart stabilisirt, dass ihr wesentlicher Character selbst durch aussergewöhnliche Culturbedingungen und Reactionen nicht modificirt wird, dass sie also nach Wiederherstellung der früheren Bedingungen die Ontogenese in derselben Weise durchlaufen wie ihre Ahnen. Von dieser Regel giebt es jedoch Ausnahmen. Denn es ist lange bekannt, dass unter Umständen bei dieser oder jener Art eine Abänderung eintritt, die sich

---

1) Y. Delage, L'hérédité 1895, p. 743; Driesch, Archiv f. Entwickelungsmechanik 1897, p. 282; 1898, VII, p. 96; Verworn, Physiologie 1897, II. Aufl., p. 510.

2) H. Driesch, Analyt. Theorie d. Entwickelung 1894, p. 29.

3) Nach Abschluss dieses Kapitels erschien die I. Lieferung von H. de Vries, Die Mutationstheorie 1901, in der das Thema mit specieller Berücksichtigung der Arten-

in den folgenden Generationen erhält. Damit ist dann die Gewinnung einer erblichen Eigenschaft gekennzeichnet, gleichviel ob eine morphogene Abweichung oder eine Differenz in Bezug auf Stoffwechselproducte (Farbstoffe, Gifte etc.), physiologisches Reactionsvermögen u. s. w. vorliegt. Allerdings werden durch die Variationen, die sich unter unseren Augen abspielen, nur kleinere Modificationen, also keine so weitgehenden Abweichungen erzielt, dass eine durchaus fremdartige Pflanze in das Leben tritt. Dessenungeachtet hat das empirisch zugängliche Studium dieser actuellen Variationen den Schlüssel für das physiologische Verständniss der Variationen zu liefern, durch die im Laufe der Entwickelungsgeschichte unserer Erde das Heer der Arten geschaffen wurde, die theilweise wieder untergingen, theilweise noch heute unsere Erde bevölkern. Da wir, unserem Plane gemäss, auf die Frage nach der Entstehung der Arten nicht eingehen, andererseits aber die Bedeutung und die Tragweite der Variation nur in Verbindung mit Betrachtungen über den Ursprung der Arten darlegbar sind, so müssen wir uns auf eine gedrängte physiologische Beleuchtung der empirischen Variation beschränken. In dieser Betrachtung soll im Anschluss an die bereits behandelten Principien und Probleme nur im allgemeinen dargelegt werden, unter welchen Umständen und Bedingungen das Auftreten und die Erhaltung einer erblichen Variation möglich ist. Zu diesem Zweck ist es nicht nöthig, die zahlreichen Einzelerfahrungen über die Variation mitzutheilen oder auf Erfahrungen und Probleme einzugehen, die zur Zeit eine nähere physiologische Einsicht und Aufhellung nicht gestatten. Im wesentlichen wird also das Folgende nur eine etwas präcisere Ausmalung der allgemeinen Grundzüge bringen, die in der Einleitung dieses Buches (I, § 5) entwickelt wurden, und es sind unter diesen Umständen Wiederholungen nicht zu vermeiden. Auch an dieser Stelle gehen wir nicht auf die theoretischen Vorstellungen und Speculationen ein, die im wesentlichen darauf hinauslaufen, die Erfahrungen über Variation und Erblichkeit mit bestimmten Vorstellungen über den Bau des Protoplasten und über die Bedeutung der Organe dieses Elementarorganismus zu verknüpfen (vgl. II, § 54).

Wie immer eine Variation veranlasst und zu Stande gekommen sein mag, jedenfalls müssen wir voraussetzen, dass in der maassgebenden Constellation im Protoplasten irgend eine Verschiebung eintrat, die sich durch Vermittlung der Keimzellen in den successiven Generationen erhält[1]). Denn ohne eine stabilisirte Veränderung in der Keimzelle würde unter denselben Aussenbedingungen die Ontogenese ebenso

---

bildung, also von einem anderen Standpunct aus, behandelt wird. Demgemäss ist eine weitergehende Gliederung der verschiedenwerthigen Variationen und ihre Bedeutung für die Bildung von Arten, Formen etc. vorgenommen, als es für unseren allgemeinen physiologischen Zweck nöthig war. In dieser I. Lieferung sind die Erfahrungen an Mikroorganismen nicht berücksichtigt und so kann ich nicht wissen, ob vielleicht de Vries »Erblichkeit« und »erworbene Eigenschaften« so definirt, dass die in § 56 besprochene bleibende Fixirung von Eigenschaften bei Bacterien und Hefearten nicht als eine erbliche Erhaltung erworbener (reactioneller) Eigenschaften erscheint. Es ist übrigens zu beachten, dass de Vries »Variabilität« nicht in dem von mir benutzten, ganz generellen Sinne anwendet, und dass er die sprungweise Variation als »Mutation« (Mutabilität) bezeichnet.

1) Aus obigem sind auch leicht die Forderungen für den Fall abzuleiten, dass die Constellation in der Keimzelle selbst sich nicht änderte. Vgl. II, p. 224.

wie bei den Ahnen verlaufen, würde also eine erbliche Abänderung nicht vorliegen. Da aber die Leistungen des Protoplasten aus dem wechselseitigen Zusammenwirken und Zusammengreifen der aufbauenden Theile resultiren (I, § 9), so genügt eine erbliche Verschiebung in einem der zahlreichen Bauelemente, um eine immer wiederkehrende Abweichung in der Ontogenese zu bewirken. Aus dem Erfolge ist desshalb nicht zu ersehen, welcher Art die innere Verschiebung ist, und ob diese etwa im Zellkern oder in irgend einem Theile des Cytoplasmas stattfand. Auch ist es selbstverständlich, dass es sich in der Keimzelle nicht um eine makroskopisch nachweisbare Veränderung handeln muss (vgl. II, § 40). In der That ist es bis dahin in keinem Falle gelungen, auch nur annähernd den Ort und die Art der Modification in der Keimzelle zu präcisiren, abgesehen von den Fällen, in welchen die neue Constellation durch den Eintritt und die Aufnahme lebendiger Substanz erzielt wird (symbiogene Variation).

Die Bastardirung lehrt ja, dass durch die innige Vereinigung mit lebendiger Substanz anderer Abstammung eine neue Form entstehen kann, und nach der Ansicht verschiedener Forscher spielt und spielte die Bastardirung sogar eine hervorragende Rolle bei der Entstehung neuer Arten[1]). Es bedarf aber nicht gerade einer so innigen Vereinigung der Protoplasten, um eine Pflanze mit neuen Eigenschaften zu erzielen. Denn eine Form, die sich bei ungeschlechtlicher Vermehrung durch alle Generationen erhält, wird in den Flechten durch die symbiotische Aneinanderlagerung von Algen und Pilzen gebildet (II, § 48; I, p. 357). Es ist also wohl möglich, dass auch durch intracellulare Symbiose ansehnlichere formative oder anderweitige Abweichungen zu Stande kommen, als es z. B. bei der Aufnahme von gewissen Algen in bestimmte animalische Organismen (Infusorien etc.) der Fall zu sein pflegt. Thatsächlich gehen aber bei der Vermehrung dieser Organismen die sich gleichzeitig vermehrenden Algen, analog wie die Chloroplasten, auf die Nachkommen über und es sind demgemäss die Bedingungen für die Erhaltung einer symbiotischen Form vorhanden. Es ist also durchaus nicht unmöglich, dass irgend eine Form, die wir als Art ansehen, entstand, indem ein Bacterium, eine Amöbe etc. eine bleibende symbiotische Vereinigung mit dem Protoplast einging. Falls dann der Symbiont mit der Zeit die Fähigkeit zu einer anderen Lebensweise verlor, so dass er nicht mehr isolirt cultivirbar ist, so würde er uns (analog wie z. B. die Chloroplasten) als ein sich selbstthätig erhaltendes Organ des Protoplasten erscheinen (I, § 8)[2]). Uebrigens ist schon früher (I, § 9) darauf hingewiesen, dass man die Entstehung einer neuen Art erwarten darf, wenn es gelingen sollte, in einer Keimzelle den

---

1) Nach den empirischen Erfahrungen können sich wohl gewisse, aber nicht alle Bastarde als constante Formen erhalten. Eine constante Erhaltung geht auch den in jüngster Zeit viel besprochenen Bastarden ab, die in den successiven Generationen die von Mendel entdeckte Spaltung erfahren (vgl. z. B. die Sammelreferate in Bot. Ztg. 1900, Ref. p. 231 u. 304; ferner Correns, Bot. Centralbl. 1900, Bd. 84, p. 97; de Vries, Bot. Ztg. 1900, p. 435). An dieser Stelle habe ich indess nicht auf diese Probleme einzugehen und somit auch nicht zu discutiren, was in Bezug auf die Verschmelzung der Protoplasten empirisch beobachtet ist und was aus anderweitigen Erfahrungen theoretisch gefolgert werden kann.

2) Augenscheinlich werden gewisse Krankheiten durch Uebergang der Bacterien in die neugebildeten Keimzellen übertragen.

Nucleus durch den Zellkern einer anderen Pflanzenart zu ersetzen und auf diese Weise ein erhaltungsfähiges, einheitliches Ganze herzustellen.

Alle Variationen aber, die nicht auf symbiogene Weise zu Stande kommen, müssen durch eine selbstthätige Verstellung im Organismus geschaffen werden. Denn alles vitale Geschehen ist und bleibt eine Leistung des Organismus, auch dann, wenn die äusseren Bedingungen veranlassend und modificirend wirken (I, Kap. I; II, § 1, 21, 39). In dem früher (II, § 21, 39) gekennzeichneten Sinne kann man also von autogener oder, um die Betheiligung besonderer Aussenbedingungen zu markiren, von aitiogener Variation reden. In diesem Falle lässt sich, wie schon bemerkt, aus dem äusseren Erfolge nicht der Ort und die Art der inneren Verschiebung erkennen, und man kann nicht einmal unbedingt fordern, dass in der Substanz des eigentlichen Keimplasmas[1]) eine Veränderung eingetreten sein muss. Denn es ist denkbar, dass schon durch das Hinzukommen eines Plasmaproductes, vielleicht sogar eines bestimmten Stoffwechselproductes, die Bedingungen für eine Variation und für Erhaltung dieser Variation in den Nachkommen geschaffen werden. Denn das würde u. a. der Fall sein, wenn der Protoplast durch das fragliche Product zu regulatorischer Nachbildung dieses Stoffes in der Art veranlasst würde, dass dauernd in eine jede Keimzelle eine gewisse Menge dieses Stoffes übergeht, der durch seine Reizwirkung eine bestimmte formative oder anderweitige Abweichung von den Ahnen bedingt und in den consecutiven Generationen aufrecht erhält.

Uebrigens lehren auch die symbiogenen Formbildungen, dass eine erhaltbare Variation ohne eine bleibende Verschiebung im eigentlichen Keimplasma zu Stande kommen kann[2]). Denn nach der Trennung der Symbionten wird von dem isolirten Organismus sogleich wieder die Ontogenese seiner Ahnen aufgenommen. Allerdings erscheint es ebenso möglich, dass auch bei einer Verschiebung im Keimplasma ein Rückschlag eintritt. Denn es kann nicht Wunder nehmen, wenn der Organismus eine selbstgeschaffene Veränderung unter bestimmten Umständen wieder rückgängig macht, gleichviel ob es sich um die Schaffung resp. Wegschaffung eines Stoffwechselproductes, einer Plasmaaggregation oder auch z. B. um die Wiederaufhebung einer chemischen Substitution handelt, durch welche z. B. ein bestimmter Eiweisskörper und damit die Eigenschaften derjenigen Plasmatheile modificirt wurden, an deren Aufbau dieser Proteinstoff betheiligt ist.

Thatsächlich sind manche Formen zu Rückschlägen geneigt, während sich andere Variationen constant erhalten. In diesem Falle ist es jedoch nicht ausgeschlossen, dass, so gut wie bei typischen Arten, unter besonderen Bedingungen eine weitere Variation oder ein Rückschlag eintritt. Ueberhaupt müssen in jedem Einzelfalle die besonderen Verhältnisse berücksichtigt werden, unter denen die erbliche Erhaltung stattfindet und möglich ist. Zu diesen Besonderheiten zählt die bekannte Erfahrung, dass sich gewisse Culturrassen (Apfel, Birne etc.) durch ungeschlechtliche Vermehrung erhalten lassen, während bei geschlechtlicher Vermehrung ein mehr oder weniger weitgehender Rückschlag zur Stamm-

1) Es ist selbstverständlich, dass eine jede Keimzelle das Keimplasma enthalten muss, daneben aber noch anderweitige Beigaben enthalten kann. Vgl. u. a. Bd. I, p. 49.

2) Vgl. u. a. A. E. Ortmann, Biol. Centralbl. 1898, Bd. 18, p. 142.

form einzutreten pflegt. Zur näheren Aufhellung dieses Verhaltens würde zunächst zu entscheiden sein, ob schon die Zellen des Urmeristems (also die embryonalen Zellen) durch die Fortbildung und Neubildung vermittelt werden (II, § 2), den Character der Rasse in sich tragen, oder ob dieser Character erst den Descendenten des Urmeristems während ihrer Fortbildung durch die schon characterisirten Zellen inducirt wird. Denn auch auf diese Weise kann, wie schon früher (II, § 40—44) erörtert wurde, dem Zuwachs fort und fort ein bestimmter Character aufgedrängt werden (stabile Induction).

Eine endgiltige Entscheidung ist nicht so leicht, da es bis dahin nicht gelungen ist, aus einer isolirten, also dem inducirenden Einfluss entzogenen Urmeristemzelle eine ganze Pflanze zu erziehen (II, § 42). Jedoch sprechen gewisse Erfahrungen, die ich hier nicht erörtern will, dafür, dass das Urmeristem, wenigstens in gewissen Fällen, den Character der Rasse (bezw. Varietät etc.) in sich trägt. Sofern dieses zutrifft, muss also bei der Bildung der Eizelle die innere Constellation, durch welche die Entwickelung der Rasseneigenthümlichkeit bedingt wird, modificirt werden, während dann, wenn der Rassencharacter erst dem Descendenten der embryonalen Zellen durch Induction aufgeprägt wird, die Eizelle während ihrer Bildung und Fortbildung dem inducirenden Einfluss der characterisirten Zellen und Gewebe in genügendem Maasse entzogen sein muss.

Vermuthlich werden durch fernere Studien auch Fälle bekannt werden, in denen je nach den besonderen Bedingungen und also auch je nach der Art der Fortpflanzung Differenzen in Bezug auf die Erblichkeit bestehen[1]). Denn mit diesem Worte wird zunächst nur die Thatsache gekennzeichnet, dass derselbe Character in den successiven Generationen sich wiederholt, aber ganz unbestimmt gelassen, wie diese Wiederholung erreicht und ob sie unter allen Umständen ausgeführt wird. Jedenfalls ist es nicht practisch und im allgemeinen auch nicht üblich, »Erblichkeit« für die Erhaltung auf sexuellem Wege zu reserviren, wie es vereinzelt versucht wurde. Denn dann könnte man bei den Organismen, die nur zu ungeschlechtlicher Vermehrung befähigt sind, gar nicht von Erblichkeit reden. Thut man das aber, so liegt consequenterweise ein Fall von Erblichkeit auch dann vor, wenn sich nur auf ungeschlechtlichem Wege die Form (Rasse, Varietät) einer Pflanze erhalten lässt, die ausserdem zu sexueller Vermehrung befähigt ist. Es ist übrigens nicht meine Absicht, dieses Thema näher zu discutiren, und ebenso ist es nicht geboten, auf den Begriff Species, Varietät, Rasse etc.[2]) einzugehen, eine Frage, die eng mit dem Erblichkeitsproblem verknüpft ist. Uebrigens ist anerkannt, dass es sich in Bezug auf Species u. s. w. nicht um absolute Schranken handeln kann. Auch sei nur kurz darauf hingewiesen, dass durch die Aufklärung der Entstehung einer Form das Artenrecht nicht aufgehoben wird. Man wird desshalb keinen Anstand nehmen, einen sich constant erhaltenden Bastard eine gute

1) Möglicherweise giebt es auch Pflanzen, bei denen der Rassencharacter nicht durch eine jede Art von ungeschlechtlicher Vermehrung erhalten wird.

2) Vgl. z. B. Nägeli, Theorie der Abstammungslehre 1884, p. 235; Y. Delage, L'hérédité 1895, p. 627. Ueber sog. ökologische (biologische) Species siehe z. B. Klebahn, Bot. Ztg. 1898, p. 148; Migula, System d. Bacterien 1897, I. p. 222. Eine jede Art besitzt einen gewissen Abänderungsspielraum und ist nur eine Abstraction für einen bestimmten Formenkreis.

Art zu nennen. Dagegen scheint es nicht zweckmässig und geboten, auch einer Flechte, die nur durch lockere Symbiose zu Stande kommt, dasselbe Artenrecht beizulegen, wie einer einheitlichen Pflanze, die sich durch eine einzelne Keimzelle vermehren und erhalten lässt.

§ 56. Thatsachen über die Variation.

Mit Rücksicht auf die Entstehungsbedingungen und die Art des Zustandekommens einer aitiogenen oder autogenen Variation kann man, unbekümmert um die maassgebende innere Verschiebung, 1) eine unbestimmt gerichtete, sprungweise, spontan auftretende (single variation) und 2. eine bestimmter gerichtete, allmähliche, individuelle, adaptive Variation unterscheiden. Während es sich im zweiten Falle auch um eine allmähliche erbliche Fixirung einer bestimmten Reaction des Organismus handeln kann, besteht bei der Sprungvariation keine derartige Beziehung zu dem normalen Reactionsvermögen. In der unbestimmten Variation tritt vielmehr plötzlich und unvermittelt eine Eigenschaft auf, die sich nur an einem oder an einzelnen Individuen einstellt. Natürlich ergiebt sich auch diese Variation als eine nothwendige Folge (Reaction) aus den obwaltenden Bedingungen, und es ist begreiflich, dass, wie es die Erfahrung lehrt, durch ungewöhnliche Bedingungen das Auftreten einer Sprungvariation, also der entsprechenden inneren Veränderungen begünstigt zu werden scheint. Denn schliesslich werden durch eine Inanspruchnahme über die erlaubte Grenze auch in einem Mechanismus bleibende Verbiegungen und Verstellungen erzielt, durch die der Gang dauernd modificirt und durch die z. B. an einer Spieldose bewirkt wird, dass nunmehr dauernd eine veränderte Melodie ertönt. So wie aber je nach dem Zustand eines Mechanismus derselbe Eingriff einen verschiedenen Erfolg haben kann, ist es auch verständlich, dass von den nebeneinander wachsenden Individuen derselben Art viele gar nicht und einzelne vielleicht in einer verschiedenen Weise variiren. Jedoch kann es auch nicht auffallen, wenn in einem anderen Falle die Neigung zu einer gleichsinnigen Variation besteht.

Es ist nicht geboten, einzelne Beispiele der unbestimmten Variation anzuführen, die seit langer Zeit als Ausgangspunct für die Züchtung von Culturrassen benutzt wird[1]. Auch erinnere ich nur daran, dass auf diese Weise sowohl zum Rückschlag geneigte, als auch stabilisirte Variationen entstehen, die sich entweder durch ungeschlechtliche oder auch durch geschlechtliche Vermehrung erhalten lassen.

Während kein Zweifel darüber besteht, dass unbestimmte Abänderungen erblich sein können, wird von verschiedenen Autoren die Erblichkeit einer

---

1) Thatsachen finden sich z. B. in den Schriften von Darwin, ferner bei Hofmeister, Allgem. Morpholog. 1867, p. 557 u. s. w. Bezügliche Mittheilungen aus jüngster Zeit z. B. bei de Vries, Bot. Centralbl. 1899, Bd. 77, p. 327; Biolog. Centralbl. 1900, Bd. 20, p. 193; Compt. rend. 1900, Bd. 131, p. 124; Solms-Laubach, Bot. Ztg. 1900, p. 175. [R. v. Wettstein, Ber. d. bot. Gesellsch. 1901, Generalvers. p. 1184; für Bacterien vgl. u. a. auch M. W. Beyerinck, On different forms of hereditary variation of microbes 1900, Sep. a. Koninklyke Akad. v. Wetenschappen te Amsterdam.]

adaptiven Variation angezweifelt. In diesen Discussionen sind aber vielfach nur die höheren (somatischen) Organismen in das Auge gefasst, bei welchen die Sachlage dadurch verwickelter wird, dass eine erbliche Erhaltung der somatischen Variation durch die Keimzelle nur dann möglich ist, wenn auf diese die (erworbenen) Eigenschaften des Somas übertragen werden. Diese Complication fällt bei den Asomatophyten fort, an die wir uns zunächst halten. In den Asomatophyten kann in der That durch die fortgesetzte Züchtung unter Umständen die erbliche Fixirung einer Reaction erzielt werden, die bei Herstellung bestimmter Aussenbedingungen gesetzmässig eintritt und die, wie üblich, zunächst nach der Aufhebung der veranlassenden Aussenbedingungen wieder schwindet.

So ist es gelungen, durch eine fortgesetzte Cultur unter bestimmten Bedingungen eine asporogene Rasse (Form) einzelner Arten von Saccharomyces und von Bacterien zu gewinnen. In analoger Weise wurde bei bestimmten Bacterien die Production von Farbstoffen oder Giften dauernd eliminirt. In diesen Fällen ist also eine erbliche Verschiebung in der Stoffwechselthätigkeit erzielt, während durch den Verlust der Sporen eine morphogene Fähigkeit und Thätigkeit aufgehoben ist, die vielfach als ein wichtiges Merkmal der Bacterienarten angesehen wird. Uebrigens lassen sich nach den unten mitzutheilenden Erfahrungen offenbar noch andere formative Eigenschaften in erblicher Weise fixiren.

Aus den Versuchen geht zugleich hervor, dass es sich bei der Züchtung der Rassen um die allmähliche Fixirung einer zunächst labilen inneren Verstellung (Reaction) handelt. Denn wenn die Organismen nach kürzerer Versuchsdauer in die früheren Bedingungen zurückversetzt werden, so kehrt die Fähigkeit zur Bildung der Sporen, der Gifte, der Farbstoffe entweder sogleich oder erst im Verlaufe von einigen oder vielen Generationen zurück. Am besten ist natürlich die Wiederkehr der Farbstoffbildung geeignet, um den Verlauf der Regeneration in anschaulicher und übersichtlicher Weise zu demonstriren. Uebrigens ist es, auch ohne nähere Kenntniss der inneren Verstellungen und Vorgänge, verständlich, dass die Wiederherstellung des früheren Zustandes, je nach dem Grade der Induction, längere oder kürzere Zeit erfordert, oder dass, wie man auch sagen kann, eine transitorische Nachwirkung stattfindet, die zu einer permanenten Nachwirkung wird, sofern die labile Reaction stabil fixirt ist. Zur Erreichung dieses Zieles ist bei derselben Pflanze, je nach der Art und der Intensität des Eingriffes, sowie nach der Gesammtheit der Bedingungen eine verschiedene Zeitdauer nothwendig.

Da die farblosen und giftfreien Rassen der Bacterien, sowie die asporogenen Heferassen unter normalen Bedingungen bei jahrelang fortgesetzter Cultur die angezüchteten Eigenschaften bewahrten, so sind sie auf Grund dieser Erfahrung als stabilisirte Formen anzusprechen. Damit ist nicht ausgeschlossen, dass vielleicht in sehr langer Zeit oder unter aussergewöhnlichen Culturbedingungen ein Rückschlag zur Stammform oder eine anderweitige Variation eintritt. Denn Analoges ist für die durch unbestimmte Variation entstandenen Formen bekannt, und schliesslich kann man nicht behaupten, dass es irgend eine Species giebt, die unbedingt stabilisirt ist, die sich also in allen Bedingungen und in beliebig langen Zeiträumen constant erhält.

Uebrigens erstreckt sich bei den genannten Asomatophyten die Controle

über eine grössere Anzahl von Generationen, als bei höheren Pflanzen. Denn eine Bacteriumzelle, die sich in jeder Stunde einmal theilt, wiederholt die Fortpflanzung in 10 Tagen ebenso oft, als eine einjährige Pflanze im Laufe von 240 Jahren. Desshalb besitzen diese schnelllebigen Organismen den unschätzbaren Vortheil, dass man den Versuch über Neubildung und Constanz von Formen in kurzer Zeit über eine grössere Zahl von Generationen ausdehnen kann, als es z. B. bei einer einjährigen Pflanze im Verlaufe eines Menschenalters möglich ist.

Von E. Ch. Hansen[1]) wurde gezeigt, dass verschiedene Arten von Saccharomyces (cerevisiae, elipsoideus, Pastorianus etc.) allmählich die Fähigkeit zur Bildung von Sporen verlieren, wenn sie genügend lange in einer höheren Temperatur gezüchtet werden, in welcher noch Wachsthum stattfindet, die Sporenbildung aber sogleich unterbleibt (II, p. 92). Diese permanente Fixirung ist bei einigen Arten leichter, bei anderen Arten schwieriger zu erzielen, und z. B. bei Saccharomyces Pastorianus gelang es nicht, eine erblich asporogene Rasse zu gewinnen. Bei anderen Arten hat sich dagegen die fixirte asporogene Rasse bei fortgesetzter Züchtung während 8 Jahren constant erwiesen. Beachtenswerth ist, dass durch das dauernde Unterbleiben der Sporenbildung in gährthätiger Hefe die Fähigkeit zur Sporenbildung nicht eliminirt wird. Uebrigens lassen sich nach Hansen unter bestimmten Bedingungen auch fixirte Hefeformen züchten, die in Bezug auf Gestaltung, Gährvermögen u. s. w. von der Stammform abweichen. Da Hansen eine Reincultur benutzte, die von einer isolirten Zelle abstammte, so ist damit erwiesen, dass das Resultat nicht dadurch zu Stande kam, dass das angewandte Material ein Gemenge von verschiedenen Heferassen war, von denen in der Cultur die asporogene Form die Oberhand gewann und schliesslich allein übrig blieb[2]). Analoges gilt auch für das aus einer Zelle erzogene Bacterienmaterial.

Eine asporogene Rasse von Bacillus anthracis wurde von E. Roux[3]) durch Zusatz von etwas Carbolsäure, von Phisalix[4]) bei 42 C., also durch fortgesetzte Züchtung unter verschiedenartigen Bedingungen erzielt, in denen die Sporenbildung unterbleibt. Phisalix beobachtete ferner, dass die Sporenbildung sogleich oder nach einer Anzahl von Generationen wiederkehrt, wenn dieser Bacillus in normale Bedingungen zurückversetzt wird, nachdem er nur kurze Zeit bei 42 C. oder längere Zeit bei 30 C. cultivirt worden ist. Die fixirte asporogene Rasse dagegen gewann die Fähigkeit zur Sporenbildung auch dann nicht zurück, als durch geeignete Bedingungen (Passage durch den Thierkörper) die Virulenz restaurirt wurde, die in den genannten Experimenten zugleich mit der Fähigkeit zur Sporenbildung

1) E. Ch. Hansen, Meddelelser fra Carlsberg Laboratoriet 1896, IV, Heft 2, Resumé p. 67; Centralbl. f. Bacteriolog. II. Abth., 1895, I, p. 858; 1898, IV, p. 89; 1899, V, p. 5. — Vgl. auch A. Klöcker und H. Schiönning, ebenda 1898, IV, p. 460 und Klöcker, ebenda 1900, VI, p. 241. [E. Ch. Hansen (Compt. rend. d. Laboratoire d. Carlsberg 1900, Bd. 5, p. 1) hat asporogene Rassen nunmehr während 12 Jahren constant gefunden.]

2) Vgl. M. W. Beyerinck, Centralbl. f. Bact. II. Abth., 1898, IV, p. 657; 1897, III, p. 449.

3) E. Roux, Annal. d. l'Institut Pasteur 1890, Bd. 4, p. 25. Siehe auch Behring, Zeitschr. f. Hygiene 1889, Bd. 6.

4) M. C. Phisalix, Compt. rend. 1892, Bd. 114, p. 684; Bd. 115, p. 253. Vgl. ferner H. Surmont u. E. Arnould, Annal. d. l'Instit. Pasteur 1894, Bd. 8, p. 817, sowie die bei Migula, System d. Bacter. 1897, I, p. 179 citirte Lit.

unterdrückt worden war. Von Migula[1]) wurde durch fortgesetzte Cultur unter Zugabe von Carbolsäure auch eine asporogene Rasse von Bacterium ramosum erhalten, während es diesem Forscher bei einigen anderen Arten nicht gelang, eine asporogene Rasse zu gewinnen.

Schon früher (Bd. I, p. 498, 500) ist mitgetheilt, dass in gewissen Bacterien durch geeignete Züchtung die Production von Farbstoffen oder Giften in erblicher Weise unterdrückt werden kann. Für einige Arten ist auch nachgewiesen, dass diese angezüchtete Eigenschaft bei der Fortpflanzung durch Sporen erhalten bleibt. Es ist also wohl möglich, dass in bestimmten Fällen die Befähigung zur Production eines Enzyms eliminirbar ist[2]). Nach Hansen ist die Züchtung von gährtüchtigeren Heferassen möglich[3]).

Ferner wurde schon mitgetheilt, dass Hansen die erbliche Fixirung gewisser Wuchsformen von Saccharomyces beobachtete und Analoges wird für einige Bacterienarten (Cholerabacterien, Pneumoniecoccen) angegeben[4]). Nach Villinger[5]) lässt sich aus dem schwärmenden Bact. coli eine constant unbewegliche Form züchten, während Wasserzug[6]) aus dem unbeweglichen Bacillus prodigiosus eine sich erblich erhaltende schwärmende Rasse erhielt.

Ob sich eine gesteigerte Resistenz gegen Gifte, Concentration, Temperatur, Sauerstoff etc. in einer dauernd erblichen Weise anzüchten lässt, ist noch nicht entschieden, da in den vorliegenden Untersuchungen über Accommodation nur eine allmählich ausklingende Nachwirkung beobachtet wurde (vgl. II, § 72). Derartige Erfahrungen liegen auch für höhere Pflanzen und ebenso für solche Schimmelpilze vor, in denen bereits die Differencirung eines somatischen Theiles eingetreten ist. So beobachtete M. J. Ray[7]), dass bei der Fortpflanzung des Sterigmatocystis alba in der ersten oder auch in den nächstfolgenden Generationen Einiges von den Reactionseigenthümlichkeiten zu erkennen war, die durch die Cultur in einem besonderen Medium veranlasst worden waren. Die Angabe Elfving's[8]), dass sich aus Eurotium herbariorum leicht eine constante Rasse züchten lässt, die sich durch Hefesprossung vermehrt, bedarf wohl der Nachprüfung.

Bei einem Somatophyten gestalten sich die Verhältnisse verwickelter, da die embryonalen Zellen nicht nur durch die Aussenbedingungen, sondern auch durch die Wechselwirkung mit den determinirten Zellen und Organen der Pflanze in eine bestimmte Stimmung versetzt werden. Während nun wohl allgemein zugegeben wird, dass unter Umständen durch die aus diesen Beeinflussungen resultirende Stimmung ein sprungweises Variiren begünstigt wird, bestehen Zweifel darüber, ob auf diese Weise auch eine bestimmt gerichtete Abänderung zu Stande kommt und ob insbesondere die auf irgend eine Weise im Soma

---

1) Migula, l. c. p. 179.

2) Vgl. die widersprechenden Angaben von Dubourg, Compt. rend. 1899, Bd. 128, p. 440 u. A. Klöcker, Centralbl. f. Bacteriol. II. Abth., 1900, VI, p. 241. — Ueber regulatorische Enzymbildung siehe Bd. I, § 91.

3) Eine Accommodation und Nachwirkung in Bezug auf die Gährfähigkeit beobachtete F. Dienert, Annal. d. l'Institut Pasteur 1900, Bd. 14, p. 139.

4) Lit. bei Flügge, Mikroorganismen III. Aufl., 1896, p. 479.

5) Siehe Flügge, l. c. p. 489.

6) Wasserzug, Annal. d. l'Institut Pasteur 1888, II, p. 82.

7) M. J. Ray, Rev. général d. Botan. 1897, Bd. 9, p. 283. — Nach L. Errera (Bullet. d. l'Academ. royale d. Belgique 1899, p. 99) tritt eine solche Nachwirkung bei Aspergillus niger nach der Cultur auf concentrirten Lösungen ein.

8) F. Elfving, Einwirkung d. Lichtes auf Pilze 1890, p. 134.

gewonnenen (erworbenen) Eigenschaften durch die Keimzellen erblich erhalten werden[1]). Sprechen auch verschiedene Beobachtungen auf botanischem Gebiete für das Vorkommen einer solchen Erblichkeit, so ist doch zuzugeben, dass die derzeitigen Erfahrungen nicht absolut entscheidend sind. Um dieses darzuthun, wäre indess eine weitläufige kritische Beleuchtung der Beobachtungen nöthig, die an dieser Stelle nicht geboten ist. Jedoch will ich kurz andeuten, dass eine solche Erblichkeit auf Grund anderweitiger Erfahrungen möglich erscheint.

Denn wie früher (II, § 40 ff.) dargethan ist, wird an den fortwachsenden Organen die Ontogenese der embryonalen Zellen in dem Vegetationspunct fort und fort durch den Einfluss der schon determinirten Zellen und Organe in specifischer Weise gelenkt. Somit befinden sich schon diese embryonalen Zellen dauernd in einer bestimmten Stimmung (vgl. u. a. II, p. 193), und es sind desshalb die Bedingungen für eine allmähliche erbliche Fixirung eines bestimmten Reactionszustandes ebensogut gegeben, wie bei einem Asomatophyten, dessen embryonale Zellen durch die Constanz der Aussenbedingungen continuirlich in einer bestimmten Weise gerichtet und in Anspruch genommen sind. Ausserdem ist daran zu denken, dass die Uebertragung somatischer Eigenschaften auch ohne eine allmähliche Fixirung möglich ist, wenn sie durch den Uebertritt lebendiger Elemente in die Keimzelle, also auf symbiogene Weise vermittelt wird (vgl. II, § 52, 49). Alle diese Erwägungen gelten auch für die Eizelle, die von den embryonalen Zellen der Vegetationspuncte abstammt. Damit ist natürlich nicht ausgeschlossen, dass die aufgedrängte (inducirte) Constellation unter Umständen in der Eizelle abgestreift wird oder, dass diese in einem anderen Falle allein eine Variation erfährt (vgl. II, p. 239).

Diese Erwägungen fordern keine näheren Voraussetzungen über das Zustandekommen der Abänderung und über die Art der inneren Verschiebungen. Uebrigens ist einleuchtend, dass die Grenze zwischen bestimmter und unbestimmter Variation verwischt sein kann. Denn wird z. B. durch eine transitorische, hohe Erwärmung die Farbstoffproduction in einem Bacterium sogleich unterdrückt, so ist plötzlich eine Variation herbeigeführt, die bei etwas geringerer Temperatur erst durch eine längere Reihe von Generationen erzielt wird. Ausserdem sei nur darauf hingewiesen, dass eine Abänderung auch wohl durch eine Combination von unbestimmter und bestimmter Variation zu Stande kommen kann, die beide eine innere Verstellung durch die Eigenthätigkeit des Protoplasten erfordern (II, § 55).

Natürlich sind die Pflanzenarten nicht in gleichem Maasse zu einer Variation befähigt. Es geht dieses nicht nur aus den Erfahrungen über unbestimmte Variation, sondern auch aus den Versuchen über bestimmte Variation hervor. Ferner wird auch bei den Asomatophyten nicht eine jede Reactionsform durch fortgesetzte Cultur zu einer erblichen Eigenschaft, und da wo dieses möglich ist, tritt die Fixirung nur unter bestimmten Bedingungen ein. So geht in den gährthätigen Saccharomyces die Fähigkeit zur Bildung der Sporen nicht verloren, obgleich Sporen während ungezählter Generationen nicht gebildet werden.

---

1) Vgl. z. B. O. Hertwig, Die Zelle u. d. Gewebe 1898, II, p. 237; Y. Delage, L'hérédité 1895, p. 796; W. Waldeyer, Verhandl. d. Gesellsch. deutsch. Naturf. und Aerzte Braunschweig 1897, p. 81 und die in diesen Arbeiten cit. Lit.

Dagegen wird in der nicht gährthätigen Hefe durch die Unterdrückung der Sporenbildung in hoher Temperatur eine asporogene Form erzielt. Wiederum verhindert die lange Zeit fortgesetzte Cultur eines Mucor in Hefeform (II, § 32) nicht, dass dieser Pilz nach Herstellung der geeigneten Bedingungen sogleich in die sporangienbildende Form zurückkehrt[1]).

Aus der Erfahrung, dass eine erblich anzüchtbare Eigenschaft allmählich erlischt, so lange sie nicht genügend fixirt ist, folgt natürlich nicht, dass immer da, wo Nachwirkung eintritt, durch fortgesetzte Züchtung eine erbliche Fixirung zu erreichen ist. So verschwindet, soweit aus den vorliegenden Studien zu ersehen ist, die Accommodation an Gifte, concentrirte Lösungen, hohe Temperatur in den nachfolgenden Generationen (vgl. auch II, Kap. X). Es gilt dieses ebenso für die Asomatophyten, wie für die somatischen Schimmelpilze, bei denen auch in Bezug auf die formativen Reactionen nur eine gewisse Nachwirkung beobachtet ist (II, p. 243). Ferner hören die täglichen Bewegungen der Blätter etc. nach Sistirung des Beleuchtungswechsels allmählich auf, obgleich sie in der Natur seit unabsehbarer Zeit in einem ähnlichen Rhythmus ausgeführt wurden (II, § 58). Dagegen ist vielleicht in manchen Fällen die jährliche Periodicität durch eine erbliche Fixirung zu Stande gekommen (II, § 61). Diese Jahresperiodicität wird aber durch die geschlechtliche Fortpflanzung erhalten, durch welche aber auch auf die nächsten Generationen die transitorische Nachwirkung übergeht, die sich z. B. in der verkürzten Reifezeit des aus dem Norden stammenden Getreides kund giebt (II, § 60). Dagegen zeigen die aus Samen erzogenen Pflanzen keine Nachwirkung der täglichen Bewegungen, die in den somatischen Blattorganen ausgeführt wurden.

Die Nachwirkungen lehren, dass sich die Pflanze unter Umständen nur allmählich und unter Ueberwindung gewisser Widerstände auf die den neuen Bedingungen entsprechende Gleichgewichtslage einstellt, eine Einstellung, die in anderen Fällen von den Bildungszellen schnell erreicht wird. Eine derartige Plasticität ist aber auch nothwendig, wenn, wie es die Regel ist, der Character der Art in allen den mannigfachen Reactionen erhalten werden soll. In der That wird dieser Character auch in den Zellen gewahrt, die in der Ontogenese, in Anpassung an bestimmte Ziele und Zwecke eine weitgehende Modification erfahren (II, Kap. VII). Wenigstens wird in den Fällen, in denen die modificirte Zelle noch reproductionsfähig ist, eine Pflanze mit unveränderten Eigenschaften erhalten. Ob dieses auch dann immer der Fall sein würde, wenn sich eine jede somatische Zelle zur Fortbildung bringen liesse, lässt sich nicht sagen. Sollte es aber z. B. möglich sein, den aus dem Pollenkorn hervorwachsenden Pollenschlauch in dieser Gestaltung in dauerndem Wachsen und Fortbilden zu erhalten, so würde damit allerdings ein lebendiges Wesen vorliegen, das durch eine irreparable Verschiebung im Keimplasma (in der inneren Constellation) zu Stande kam[2]).

---

1) Eine solche continuirliche Cultur in Hefeform erreichte ich, indem ich die Gährflüssigkeit mit einer dünnen Oelschicht bedeckte und hierdurch im Verband mit weiteren geeigneten Maassregeln das Hervorwachsen des Mucor aus der Flüssigkeit verhinderte. Nach einiger Zeit wurde dann immer wieder in eine gleiche Gährflüssigkeit umgeimpft.

2) In einigen Versuchen konnte ich durch Cultur auf einem geeigneten sterilisirten

Während die sprungweise Variation über den Rahmen der gesetzmässig eintretenden Reactionen hinausgehen kann und hinausgeht, ist dieses nicht in der bestimmten Variation der Fall, in der allerdings die Möglichkeit vorliegt, dass auch eine Reaction fixirt wird, die nur unter ungewöhnlichen Bedingungen veranlasst wird. In diesem Sinne kann also auch eine Eigenschaft erblich festgehalten werden, die uns bis dahin nicht entgegentrat, wie das der Fall ist, wenn einer Rasse, die wir bisher nur sporenlos oder farblos kannten, die Sporen- oder Farbstoffbildung als eine erbliche Eigenschaft angezüchtet wird. Dadurch würde dann der Kreis der erblichen Eigenschaften erweitert, also nicht reducirt, wie das u. a. bei der Unterdrückung der Sporen- oder Farbstoffbildung der Fall ist. Beachtet man ferner, dass, analog wie in der Ontogenese, mit einem Entwickelungsschritt zugleich der Boden für eine weitere Thätigkeit und Progression gewonnen ist, so erscheint es möglich, dass mit der Zeit auf diese Weise das Reactions- und Variationsvermögen eines Organismus erweitert wird. Eine solche Erweiterung ist freilich bis dahin auf experimentellem Wege noch nicht mit Sicherheit festgestellt. Auch die allmähliche Steigerung der Widerstandsfähigkeit gegen Gifte, Concentrationsgrade, Temperaturgrade, mechanische Inanspruchnahme u. s. w. hält sich nur in den Grenzen des actuellen Reactionsvermögens, und es wurde bereits darauf hingewiesen, dass z. B. die Fähigkeit zum Ertragen von Temperaturgraden über ein gewisses, specifisch sehr verschiedenes Maass auch bei solchen Organismen nicht gestiegen ist, die in der Natur immer und immer wieder bis an oder über die Grenzwerthe in Anspruch genommen wurden (II, § 22).

Ebenso wie durch eine bestimmte Inanspruchnahme nur eine gewisse Seite des actuellen Reactionsvermögens erweckt wird, tritt im allgemeinen eine einseitig gerichtete Variation ein. Belege hierfür bieten auch die mitgetheilten Variationen der Asomatophyten, und es sei noch speciell darauf hingewiesen, dass der erbliche Verlust der Sporenbildung bei Saccharomyces[1]) nicht von einer Verminderung der Wachsthums- und der Gährthätigkeit, bei Bacillus anthracis (II, p. 242) nicht von einer Verminderung der Virulenz begleitet zu sein braucht. Jedoch ist es aus verschiedenen Gründen sehr wohl verständlich, dass in gewissen Fällen z. B. mit dem Verlust der Farbstoff- oder Giftproduction zugleich eine Verminderung der Wachsthumsfähigkeit angezüchtet wird. Ohnehin kann die Variation zu Formen führen, die in der Natur benachtheiligt oder gar nicht existenzfähig sind. Auch lehrt z. B. der erbliche Verlust der Sporenbildung bei Asomatophyten, dass durch die Variation eine Eigenschaft verloren gehen kann, die für den Organismus von entschiedenem Nutzen ist.

Wie schon bemerkt gehen wir auf phylogenetische Betrachtungen nicht ein, und so kann nicht näher dargethan werden, dass mit der besten Kenntniss der unter unseren Augen sich vollziehenden Variationen nicht die Gesammtheit aller der Factoren aufgedeckt wird, durch deren mannigfaches und wechselvolles Zusammengreifen im Laufe einer langen Geschichte die noch lebenden und die wieder untergegangenen Arten ihren Ursprung nahmen, einer Geschichte, die so alt ist wie das Leben auf unserer Erde.

Nährboden ein ziemlich ansehnliches, jedoch nur begrenztes Wachsthum des endlich absterbenden Pollenschlauches erzielen.

1) E. Ch. Hansen, Centralbl. f. Bacteriol. II. Abth., 1895, Bd. I, p. 859.

Kapitel IX.
Rhythmik der Vegetationsprocesse.

§ 57. Allgemeines.

Der ganze Lebenslauf eines Organismus ist eine rhythmische Wiederholung der Thätigkeit und der Ontogenese der Ahnen, in der durch das selbstregulatorische Walten ebensowohl die Theilung einer wachsenden Bacteriumzelle, als auch die specifische Ausgestaltung einer höheren Pflanze veranlasst und vollbracht wird (I, Kap. I; II, § 39). Im Verlauf dieser grossen Periode (II, § 2)[1]) spielen sich zugleich in den wachsenden und ausgewachsenen Organen verschiedenartige periodische Bewegungen ab. Ich erinnere nur an die Wachsthumsoscillationen (II, § 5) und an die mannigfachen autonomen Krümmungsbewegungen (II, Kap. XII), an die Schwingungen der Cilien, an die amöboiden und strömenden Protoplasmabewegungen, an die pulsirenden Vacuolen (II, Kap. XV). Auch die dauernde Zerstörung und Wiederbildung in der Stoffwechselthätigkeit (I, Kap. VIII u. IX) ist ein rhythmischer Process.

Ausser diesem autogenen Rhythmus, dessen Verlauf natürlich von dem Ausmaass der (constant gehaltenen) Aussenbedingungen abhängt, wird ein aitiogener Rhythmus (II, p. 82) durch die periodische Variation eines oder einiger derjenigen äusseren Factoren bewirkt, die in irgend einer Weise die Thätigkeit des Organismus beeinflussen. Aus dem Zusammengreifen dieser autogenen und aitiogenen Vorgänge resultirt das reale Geschehen in der Natur, dessen Aufklärung somit eine Zergliederung in die maassgebenden Factoren erfordert (I, § 1).

Zu den äusseren Bedingungen gehören nicht nur die klimatischen Verhältnisse, sondern auch alle diejenigen äusseren Beeinflussungen, die durch die Eigenthätigkeit des[2]) Organismus und durch die Wechselwirkungen im stetigen Kreislauf geschaffen werden (I, § 51, 76). Eine solche Beziehung tritt uns z. B. sehr auffällig darin entgegen, dass ein Schimmelpilz, ein Bacterium u. s. w. durch die Aufzehrung der Nahrung, sowie durch die Erzeugung von Stoffwechselproducten zugleich seine Thätigkeit und seine Ontogenese in verschiedener Weise beeinflusst. Diese Modification der Aussenbedingungen durch die Eigenthätigkeit bringt es auch mit sich, dass sich in der Natur bei der

---

1) Ueber die Verlängerung der Lebensdauer durch die Aussenbedingungen vgl. Kerner, Pflanzenleben I. Aufl., Bd. II, p. 448; Fr. Hildebrand, Botan. Jahrb. f. Systemat. etc. 1882. Bd. II, p. 63, 91, 116.

2) Dahin gehört z. B. auch der Fall, dass Hyphen, Sprosse etc. durch die Wachsthumsthätigkeit aus dem Substrat in Luft u. s. w., also allgemein in ein anderes Medium und in andere Aussenbedingungen gebracht werden.

Zersetzung einer organischen Masse verschiedene Organismen verdrängen und ablösen (I, § 92). Während in diesen und ähnlichen Fällen der Erfolg durch die Veränderung der Aussenbedingungen veranlasst wird, liegt eine autogene Reaction vor, wenn durch eine selbstthätige Verschiebung der Eigenschaften des Organismus ein Factor der (constanten) Aussenbedingungen zur Hervorrufung irgend einer Reaction im Dienste des Organismus nutzbar gemacht wird (II, p. 161, 221).

Aus den Erfahrungen über die Bedeutung der Aussenbedingungen (II, Kap. VI, VII u. s. w.) ergiebt sich ohne weiteres, dass durch den periodischen Wechsel irgend eines der wirksamen Factoren in rhythmischer Weise nicht nur eine Beschleunigung und Verlangsamung einer Thätigkeit, sondern auch eine formative Reaction veranlasst werden kann. Es ist ferner klar, dass durch die intermittirende Reizung der Mimosa pudica eine periodische Bewegung erzielt wird, die bei anderen Pflanzen zu Stande kommt, wenn durch eine zeitweise Lichtwirkung eine heliotropische Krümmung verursacht wird, die bis zur nächsten heliotropischen Reizung immer wieder durch die geotropische und autotropische Gegenwirkung ausgeglichen wird (II, Kap. XIII). Weiter ist es selbstverständlich, dass jede Pflanze in specifischer Weise reagirt und dass durch dasselbe Agens verschiedene Functionen in einem ungleichen Maasse beeinflusst werden. So wird z. B. durch eine Verdunkelung jedesmal die Zuwachsbewegung beschleunigt, die Kohlensäureassimilation ganz sistirt und die Protoplasmaströmung, je nach den anderweitigen Bedingungen, nicht alterirt oder zum Stillstand gebracht.

Die in Kap. VI u. VII mitgetheilten Thatsachen lehren ferner, dass durch den Wechsel der Aussenbedingungen auch sehr auffällige formative Erfolge hervorgerufen werden. Ich erinnere nur daran, dass amphibische Pflanzen, je nachdem sie im Wasser oder auf dem Lande leben, ein ganz fremdartiges Aussehen gewinnen (II, § 34), dass bestimmte Pflanzen bei mangelnder Beleuchtung oder unter gewissen anderen Bedingungen nicht zum Blühen kommen (II, § 24, 34). Ferner kommt bei vielen Pilzen und Algen der in der Natur übliche Rhythmus nur zu Stande, wenn der Organismus durch den Wechsel der Aussenbedingungen zu veränderter Thätigkeit, also zur Production der verschiedenen Fortpflanzungsorgane u. s. w. veranlasst wird[1]).

Pilze. Aus den in Kap. VI mitgetheilten Erfahrungen geht hervor, dass Pilze und Algen durch verschiedene Bedingungen zur Production von Fortpflanzungsorganen veranlasst werden. Oefters wirkt bei Pilzen die Abnahme der Nahrung als Bildungsreiz (II, § 30, 32). Es gilt dieses z. B. für die Entstehung der Sporen bei Bacterien und bei Saccharomyces, für die Bildung der Fruchtkörper aus dem Plasmodium der Myxomyceten. Ferner bedarf es eines derartigen Reizes, damit die Zoosporen und Oogonien von Saprolegnia, die Zygoten von Basidiobolus ranarum, die Fruchtkörper von Coprinus stercorarius formirt werden. Offenbar ist es durchaus vortheilhaft, dass durch den Mangel an Nahrung zugleich der Anstoss zur Bildung der erhaltenden Fortpflanzungsorgane gegeben wird. Sollen aber bestimmte Fortpflanzungsorgane bei Ueberfluss von Nahrung entstehen, so müssen andere Anstösse wirksam sein. Diese werden bei den Pilzen (Mucor,

---

1) Vgl. Klebs, Biol. Centralbl. 1899, Bd. 19, p. 209; Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 80; Ber. d. bot. Gesellsch. Generalvers. 1900, p. 201.

Penicillium u. s. w.), die ihre Sporangien, Conidien u. s. w. in der Luft produciren, in zweckentsprechender Weise durch den Uebergang der Hyphen aus dem Substrat in die Luft, d. h. durch die hiermit verknüpften Bedingungen und Reizwirkungen herbeigeführt (II, § 34). Durch geeignete Culturbedingungen kann ferner bewirkt werden, dass sich Mucor dauernd in Gestalt von Hefesprossungen vermehrt (II, § 32).

Vermuthlich bestehen ähnliche Beziehungen bei den parasitischen Pilzen. Es ist also wahrscheinlich, dass es bei Herstellung der richtigen Bedingungen möglich sein wird, den parasitischen Pilz in einem rein vegetativen Zustande zu erhalten oder in einer veränderten Reihenfolge zur Production der verschiedenartigen Fortpflanzungsorgane zu bringen[1]). Gleiches ist sogar für diejenigen Pilze wahrscheinlich, die unter den in der Natur gebotenen Bedingungen ihren Formenkreis auf zwei verschiedenen Nährpflanzen zu durchlaufen pflegen[2]).

Algen. Für verschiedene Algen (Vaucheria, Spirogyra, Hydrodictyon, Protosiphon u. s. w.) hat Klebs[3]) nachgewiesen, dass es, wie bei den Pilzen, einen von den äusseren Einflüssen unabhängigen Generationswechsel nicht giebt. Vielmehr lässt sich durch die Herstellung der entsprechenden Aussenbedingungen bewirken, dass die genannten Algen rein vegetativ weiter wachsen oder zur Bildung von asexuellen oder sexuellen Fortpflanzungsorganen schreiten. Auch die Algen reagiren specifisch verschieden, und da sehr häufig besondere Combinationen in Frage kommen, der einzelne Factor also nur bedingungsweise einen bestimmten Erfolg erzielt, so konnten die Erfahrungen über Algen bei der Betrachtung der Wirkung einzelner Agentien nur in begrenztem Maasse mitgetheilt werden (II, Kap. VI, z. B. p. 103. 143). Vielfach (Vaucheria, Spirogyra) ist zur Bildung der Sexualorgane eine stärkere Beleuchtung nöthig, als zur Production der Zoosporen (Vaucheria) oder zum vegetativen Leben. Jedoch wird in Protosiphon gerade durch die Verdunkelung die Formirung von Geschlechtsorganen angeregt. Ueberhaupt scheint bei den Algen öfters der Wechsel der Bedingungen als ein Reiz (Uebergangsreiz) zu wirken. So wird z. B. in Vaucheria die Bildung von Zoosporen angeregt, wenn die Alge von feuchter Erde in Wasser übergeführt wird (II, p. 143). Wie sehr es auf die jeweiligen Combinationen (Stimmungen) ankommt, geht u. a. daraus hervor, dass in einer 0,2 proc. Lösung organischer Nährsalze, trotz der im übrigen günstigen Bedingungen, bei Spirogyra, Oedogonium u. s. w. die Entstehung der Geschlechtszellen so lange unterbleibt, bis durch die Ueberführung in Wasser der Complex der Bildungsbedingungen hergestellt wird. Befindet sich aber das Wasser in lebhafter Strömung, so wird wiederum die Formation der Sexualzellen unterdrückt. Wenn in diesem Falle die Unterdrückung mit einem lebhaften vegetativen Wachsen zusammenfällt, so lehren doch anderweitige Erfahrungen, dass durchaus nicht eine jede beliebige Wachsthumshemmung die Bildung der Sexualzellen anregt.

Höhere Pflanzen. Es ist auch schon mitgetheilt, dass bei gewissen Pflanzen die Bildung der Blüthen durch Lichtmangel, hohe Temperatur und andere Bedingungen verhindert werden kann. Auch liegen derartige Erfahrungen in Bezug auf die Fortpflanzungsorgane von Farnen und Moosen vor (vgl. II, p. 140). Hervorgehoben ist ferner schon (II, § 22, 32 etc.), dass im allgemeinen das vegetative Wachsthum noch bei Temperaturgraden, in Concentrationen, in sehr

1) Vgl. Klebs, Biol. Centralbl. 1899, Bd. 19, p. 214.

2) Siehe auch Klebahn, Bot. Ztg. 1898, Ref. p. 156 und die hier citirte Literatur.

3) Klebs, Biol. Centralbl. 1899, Bd. 19, p. 209; Bedingung. d. Fortpflanzung 1896; Ueber einige Probleme d. Physiol. d. Fortpflanzung 1895.

verdünnten Nährlösungen, in giftigen Lösungen etc. stattfindet, in welchen die Bildung der Fortpflanzungsorgane unterbleibt, dass also zumeist Maximum und Minimum für das vegetative Wachsen weiter hinausgeschoben sind, als für die Production von Fortpflanzungsorganen.

Alle die besprochenen und angedeuteten Beziehungen sind natürlich bei der Beurtheilung des Verlaufes der Vegetationsprocesse in der Natur in Betracht zu ziehen, in welcher insbesondere (abgesehen von der Concurrenz etc.) Temperaturverhältnisse, Wasserversorgung und Transpiration, Nahrungsaufnahme und Beleuchtung je nach dem Ausmaass und dem Wechsel in verschiedener Weise und in mannigfachen Combinationen bestimmend und regulirend wirken. Eine nähere Betrachtung der natürlichen Rhythmik ist indess Sache der Pflanzengeographie und der speciellen physiologischen Morphologie. Wir gehen desshalb in § 58 und 59—61 auf die tägliche und jährliche Periodicität nur soweit ein, als es für das allgemeine causale Verständniss dieser etwas verwickelten Vorgänge nothwendig ist. Den Generationswechsel aber und die hiermit zusammenhängenden Fragen können wir an dieser Stelle nicht näher discutiren.

Da bei Pilzen und Algen eine Veränderung in den Aussenbedingungen nothwendig ist, um die Entstehung von Fortpflanzungsorganen anzuregen, so werden auch in der Natur die Fortpflanzungsorgane dieser Organismen nur dann producirt, wenn die Bedingungen für die Bildung durch die Verschiebung der Aussenverhältnisse hergestellt werden. Wie wir hörten (p. 248) geschieht dieses bei den Pilzen vielfach durch die eigene Thätigkeit, indem z. B. durch den Consum der Nahrung oder durch das Eindringen der Hyphen in die Luft die nöthigen Reizbedingungen geschaffen werden. Bei den autotrophen Algen (p. 249) scheint dagegen die Bildung der Fortpflanzungsorgane vorwiegend durch die Licht-, Temperatur- und Wasserverhältnisse veranlasst zu werden, und es ist einleuchtend, dass uns in der Natur immer wieder eine ähnliche Rhythmik (Generationswechsel) entgegentreten wird, wenn sich die maassgebenden Combinationen der klimatischen und anderer Factoren in jedem Jahre in einer ähnlichen Reihenfolge wiederholen[1].

Die Erfahrungen an Blüthenpflanzen, Farnen, Moosen lassen indess keinen Zweifel, dass auch bei voller Constanz der äusseren Verhältnisse eine specifische Ontogenese durchlaufen wird, die endlich zur Formirung von asexuellen oder sexuellen oder von beiderlei Fortpflanzungsmitteln führt. In diesem Falle werden also die veränderten Bedingungen, durch welche die Ontogenese der äquipotentiellen Zellen in eine neue Bahn gelenkt wird (II, § 40), in selbstregulatorischer Weise durch die inneren Wechselwirkungen erzielt, während bei den besagten Algen und Pilzen zur Erreichung des analogen Zieles eine Modification der Aussenbedingungen nothwendig ist. Jedenfalls giebt es also Organismen, in denen eine bestimmte Rhythmik (Generationswechsel), die jedesmal mit der Bildung von irgend einem Fortpflanzungsorgan abschliesst, ohne Veränderung in den Aussenverhältnissen zu Stande kommt, und vermuthlich wird Derartiges bis zu einem gewissen Grade auch bei bestimmten Algen und Pilzen,

1) Ueber Saisondimorphismus bei Thieren vgl. O. Hertwig, Zelle und Gewebe 1898, Bd. II, p. 120; M. Standfuss, Biol. Centralbl. 1899, Bd. 19, p. 75. — Ueber Blüthenpflanzen vgl. Wettstein, Ber. d. bot. Gesellsch. 1895, p. 303; Abhandlg. d. Wien. Akad. 1900, Bd. 70, p. 305.

insbesondere bei höher organisirten, vorkommen. Ja es ist nicht ausgeschlossen, dass in einer bestimmten (constanten) Constellation der Aussenbedingungen eine Vaucheria (oder ein anderer einfacher Organismus) in selbstregulatorischer Weise einen bestimmten Cyklus wiederholt, also z. B. nach einer gewissen Entwickelung Zoosporen oder Sexualorgane bildet. Gegen eine solche Möglichkeit spricht keineswegs die Erfahrung, dass unter Umständen nur vegetatives Wachsen von statten geht. Denn ein solches Verhalten wird unter bestimmten Aussenbedingungen auch an Blüthenpflanzen beobachtet, in denen dann erst nach der Modification der äusseren Factoren die auf die Production von Blüthen abzielende Thätigkeit beginnt (vgl. II, p. 249).

Zwar wird in keiner Pflanze ohne eine Verschiebung der Aussenbedingungen die Gesammtheit der potentiellen Befähigungen in Anspruch genommen. Jedoch wird bei Constanz der äusseren Factoren die Ontogenese nicht immer, wie bei Bacterien, Pilzen, Algen auf das rein vegetative Wachsen und Vermehren eingeschränkt. Aber auch dann, wenn die Bildung der Fortpflanzungsorgane vollständig ausgeschaltet ist, vermögen diese Organismen auf das beste zu gedeihen. Es lehren dieses das Verhalten der Hefearten, die sich während der Gährthätigkeit auf das lebhafteste vermehren, aber niemals Sporen bilden, und ebenso die Versuche mit Bacterien und Schimmelpilzen, von denen z. B. Saprolegnia von Klebs[1]) während $2^1/_2$ Jahren in rein vegetativer Vermehrung erhalten wurde. Auch ist eine Anzahl von Moosen und Blüthenpflanzen bekannt, die sich in der Natur und in der Cultur seit langer Zeit nur auf vegetativem Wege vermehren[2]).

Nach allen diesen Erfahrungen hat also eine continuirliche vegetative Vermehrung in keiner Weise eine Abschwächung der Pflanze zur Folge. Unter geeigneten Bedingungen würden also die genannten und vielleicht alle Pflanzenarten unbegrenzt ohne die Production von besonderen Fortpflanzungsorganen gedeihen können[3]), die desshalb nicht minder bedeutungsvoll sind, um die Pflanze unter den in der Natur gebotenen Verhältnissen zu verbreiten und zu erhalten. Es ist indess nicht unsere Aufgabe, diese Verhältnisse und die specielle Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung zu discutiren[4]). Natürlich wird bei

---

1) Klebs, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 151, 158. — Aus diesen und anderen Erfahrungen ist auch zu ersehen, dass ein Organismus bei voller Constanz der äusseren Factoren dauernd gedeihen kann. Damit ist nicht ausgeschlossen, dass der Wechsel der äusseren Bedingungen von Vortheil ist. Es ist u. a. schon früher (z. B. II, p. 78, 90) hervorgehoben, dass unter Umständen das ökologische Optimum nur erreicht wird, wenn mit der fortschreitenden Ontogenese einer oder einige der Aussenfactoren in entsprechendem Maasse modificirt werden.

2) Vgl. M. Möbius, Beiträge zur Lehre v. d. Fortpflanzung 1897, p. 23.

3) Vgl. z. B. Klebs, l. c. p. 179. — Aus der Kritik bei Klebs (l. c. p. 160) ist auch zu ersehen, dass die Experimente von Maupas nicht die Nothwendigkeit der geschlechtlichen Fortpflanzung für Infusorien erweisen.

4) Siehe Klebs, l. c. p. 179; M. Möbius, Beiträge z. Lehre v. d. Fortpflanzung 1897 und die in diesen Arbeiten citirte Lit. — Es sei auch nur beiläufig darauf hingewiesen, dass, wenn eine Pflanze unter bestimmten Bedingungen entweder nur männliche oder nur weibliche Fortpflanzungsorgane ausbildet, dieses Resultat durch Unterdrückung bezw. Activirung potentieller Fähigkeiten erreicht wird. Dagegen lässt sich bei einer typisch diöcischen Blüthenpflanze das Geschlecht nicht modificiren; es ist bereits in den Samen fest bestimmt. Ob die Pflanze durch bestimmte Bedingungen veranlasst werden kann, vorwiegend Samen männlichen oder weiblichen Geschlechts

Ausfall aller besonderen Fortpflanzungsorgane die rein vegetative Vermehrung durch stetige Wiederholung der Theilung und Verjüngung der embryonalen Zellen vermittelt. Es ist also nicht unwahrscheinlich, dass die embryonale Zelle (analog wie eine ausgewachsene somatische Zelle) endlich absterben würde, wenn die Verjüngung durch mechanische Hemmung des angestrebten Wachsthums unmöglich gemacht ist (II, § 64).

Wie schon früher (II, p. 84) betont wurde, ist ein zunächst befriedigendes Causalverständniss der rhythmischen Vorgänge in der Natur schon dann gewonnen, wenn man dieselben aus den empirisch gefundenen reactionellen Eigenschaften des Organismus erklären kann. Jedoch ist nicht zu vergessen, dass, wie ebenfalls (II, p. 84) nachdrücklich hervorgehoben wurde, mit der besten Kenntniss derartiger Beziehungen noch keine tiefere Einsicht in das maassgebende Innengetriebe zur Verfügung steht. Nach dem früher Gesagten ist es indess selbstverständlich, dass auch in den hier behandelten Fällen verschiedene und verwickelte Verhältnisse in Betracht kommen. Wenn man also dahin strebt, des näheren zu bestimmen, ob etwa eine directe Reizung oder eine Umstimmung oder eine correlative Wirkung vorliegt, so ist damit nur eine gewisse Präcision erzielt, und die Mannigfaltigkeit der Reactionsmodalitäten und der Combinationen nicht erschöpft (vgl. II, p. 85). Bei richtiger Würdigung der allgemeinen Erörterungen über die Beziehungen zwischen der physiologischen Thätigkeit und den Aussenbedingungen ist es übrigens ohne weiteres klar, dass z. B. die Ausbildung der Vegetationsorgane ebensowohl durch zu mangelhafte, als durch zu üppige Ernährung verursacht sein kann, dass ferner die Unterdrückung der Fortpflanzungsorgane correlativ durch das üppige vegetative Wachsthum veranlasst sein kann (II, p. 199), aber nicht veranlasst sein muss, und dass schon desshalb nicht eine jede Hemmung des vegetativen Wachsthums die Erzeugung von Fortpflanzungsorganen begünstigen muss.

§ 58. Die tägliche Periodicität der Zuwachsbewegung.

Durch den täglichen Beleuchtungswechsel wird eine tägliche periodische Aenderung in allen den Functionen veranlasst, die in irgend einer Weise, direct oder indirect, vom Licht beeinflusst werden. So wird die Zuwachsbewegung durch die Abnahme der Beleuchtung beschleunigt, also durch die Erhellung verlangsamt (II, § 25). Sofern die antagonistischen Flanken in einem ungleichen Grade reagiren, werden somit durch den Beleuchtungswechsel die täglichen (photonastischen) Nutationsbewegungen verursacht, während die täglichen Bewegungen in den ausgewachsenen Bewegungsgelenken dadurch zu Stande kommen, dass die Lichtabnahme in den antagonistischen Gelenkhälften eine ungleiche Steigerung des Expansionsbestrebens hervorruft (II, Kap. XII). Demgemäss wird in den Bewegungsgelenken der Blätter von Phaseolus, Mimosa etc. die Spannungsintensität (und die Biegungsfestigkeit) während der Nacht gesteigert (II, § 18, Kap. XII). Aber auch in

---

zu produciren, ist noch nicht sicher entschieden. Siehe z. B. Heyer, Berichte a. d. physiol. Laborat. u. der Versuchsanstalt des landw. Inst. zu Halle 1884, Bd. I, p. 43; C. Fisch, Ber. d. bot. Gesellsch. 1887, p. 136; Molliard, Rev. général. d. Botan. 1898, Bd. 10, p. 324. [Strasburger, Biolog. Centralbl. 1900, Bd. 20, p. 722.]

den wachsenden Organen nimmt nach G. Kraus[1]) die (nach den Dimensionsänderungen bemessene) Längs- und Querspannung im Dunkeln zu (vgl. II, § 18), so dass in Folge des täglichen Beleuchtungswechsels die Gewebespannung gegen Sonnenaufgang ein Maximum, gegen Abend ein Minimum zu erreichen pflegt. Ferner ist u. a. schon auf die tägliche Periodicität des Blutens (I, p. 248), der Transpiration (I, § 40), des Oeffnens und Schliessens der Spaltöffnungen[2]) hingewiesen, und weiterhin werden wir z. B. noch von den täglichen Bewegungen der Blätter (II, Kap. XII) und der Chlorophyllkörper (II, Kap. XV) u. s. w. zu reden haben.

Die Abhängigkeit der Kohlensäureassimilation vom Licht bringt es mit sich, dass die grünen Pflanzen nur am Tage organische Nahrung produciren (einführen). Auch während dieser Productionsthätigkeit steht keinen Augenblick der Bau- und Betriebsstoffwechsel still, der, nach der Athmung (I, p. 573) und der Wachsthumsbeschleunigung zu urtheilen, während der Nacht vielleicht der Regel nach eine geringe Beschleunigung erfährt. Jedoch besteht in der Pflanze im allgemeinen keine ausgesprochene Tendenz, die Wachsthums- und Neubildungsprocesse vorwiegend in der Nachtzeit zu vollführen (vgl. II, p. 111). Indess ist aus den früher (II, p. 112) dargelegten Gründen zu verstehen, dass unter normalen Verhältnissen z. B. bei Spirogyra die Zelltheilung, bei Pilobolus die Bildung der Sporangien, bei Coprinus die Streckung des Hutstieles in die Nachtstunden zu fallen pflegt.

In der Natur wird die in Folge des Beleuchtungswechsels angestrebte Periodicität durch die gleichzeitige und verschiedenartige Variation anderer Factoren, insbesondere der Temperatur und des Turgescenzzustandes, mehr oder weniger modificirt. Zumeist wird die abendliche Senkung der Temperatur die Wachsthumsthätigkeit beeinträchtigen, während andererseits am Tage die verstärkte Transpiration häufig eine Verminderung des Turgors und dadurch eine Verlangsamung oder sogar zeitweise einen Stillstand des Wachsthums bewirkt (II, § 33). Je nach der Combination dieser Factoren mit der Lichtwirkung wird also der ansehnlichste Gesammtzuwachs entweder in den Tagesoder in den Nachtstunden ausgeführt. Letzteres scheint an schönen Sommertagen in unserem Klima sehr gewöhnlich der Fall zu sein, indem die Beschleunigung des Wachsthums durch die abendliche Zunahme des Turgors und durch die Lichtabnahme (die Lichtperiode), den retardirenden Einfluss der Temperatursenkung überwiegt. Findet aber am Abend eine zu starke Abkühlung statt, dann wird der Gesammtzuwachs in den Nachtstunden geringer ausfallen.

Thatsächlich wurde von Duchartre[3]) an verschiedenen Sprossen (Längenwachsthum), von J. Friedrich[4]) an Bäumen (Dickenwachsthum), von G. Kraus[5])

---

1) G. Kraus, Bot. Ztg. 1867, p. 122; 1871, p. 371. — Ueber Gewebespannung in etiolirten Pflanzen vgl. II, p. 101.

2) Vgl. Bd. I, p. 175; Fr. Darwin, Philosoph. transact. 1898, Bd. 190, p. 587, 619.

3) Duchartre, Compt. rend. 1866, 6. April, p. 815. — Gleiches beobachtete G. Kraus (Annal. d. jardin bot. d. Buitenzorg 1895, Bd. 12, p. 203) für Dendrocalamus auf Java. — Vgl. auch Kirchner, Bot. Ztg. 1878, p. 28 u. die II, § 25 citirte Literatur.

4) J. Friedrich, Bot. Ztg. 1897, p. 369.

5) G. Kraus, Sitzungsb. d. Naturf. Gesellsch. z. Halle 1880, p. 94. — Einige Beobachtungen an grösseren Pilzen auch bei J. Schmitz, Linnaea 1843, Bd. 17, p. 464.

an Früchten und Hutpilzen während der Tageszeit zumeist eine geringere Zuwachsbewegung beobachtet, als in einer gleichen Anzahl von Nachtstunden, in welchen der Zuwachs in den Versuchen von Duchartre zuweilen sogar 2—3 mal ansehnlicher ausfiel, als am Tage. Dagegen fiel in den Messungen Rauwenhoff's[1]), die zwischen Juni und October ausgeführt wurden, die mittlere Zuwachsbewegung in den 12 Tagesstunden um ca. $^1/_3$ höher aus, als in den 12 Nachtstnuden (6 Uhr Abends bis 6 Uhr Morgens). Auch ist schon früher (II, p. 115) erwähnt,

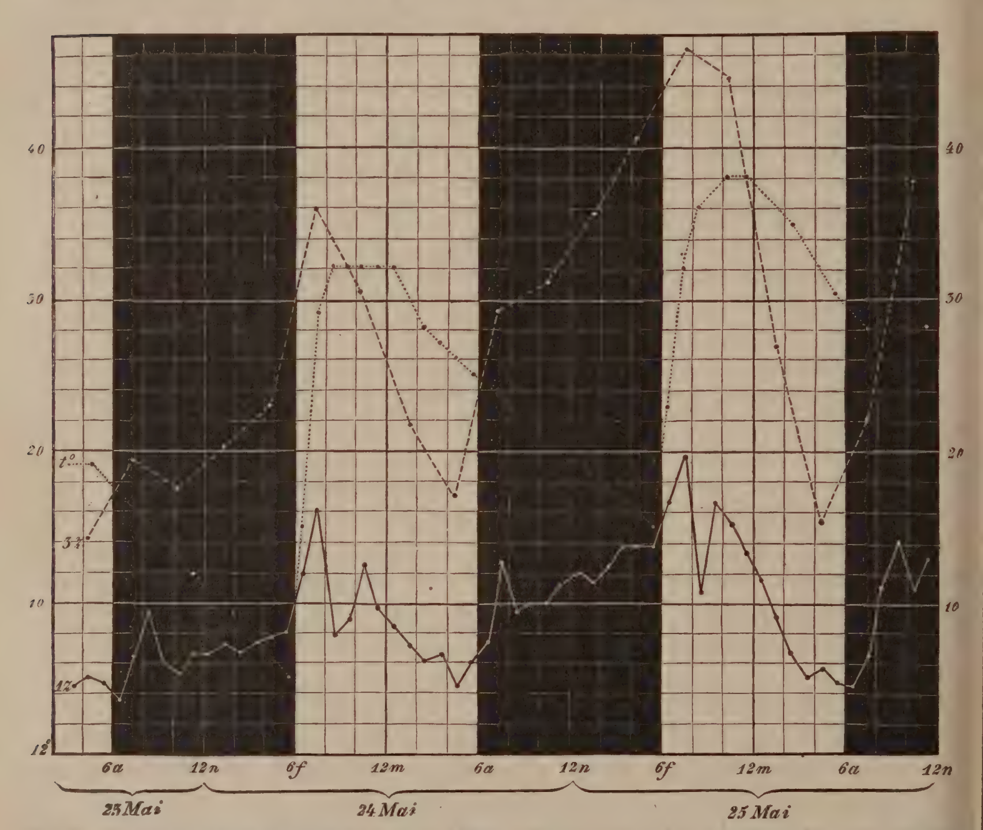


Fig. 30. Zuwachsbewegung des Stengels einer im täglichen Beleuchtungswechsel gehaltenen Pflanze von Dahlia variabilis nach Sachs, Arbeit. d. Bot. Instituts in Würzburg 1874, Bd. 1, p. 145. Die Zuwachse wurden mit Hilfe des Zeigers am Bogen (Fig. 7, II. p. 23) registrirt, und zwar entspricht das Fortrücken der den Zuwachs 12 fach vergrössernden Zeigerspitze um 1 mm in dieser graphischen Darstellung einer Ordinate von 2 mm Höhe. (Die Coordinatenquadrate haben 4 mm Seite.) Die Curve $1z$ ist nach den stündlichen, $3z$ nach den dreistündigen Mittelwerthen construirt. Die Curve t^0 giebt den Gang der Temperatur an. Die Temperatur 12° R. fällt mit der Abscissenachse zusammen und die Ordinate für $^1/_{10}$° R. misst 2 mm, so dass die Curve t^0 mit 13,9° R. beginnt. Die Zeit zwischen 6 Uhr Abends und 6 Uhr Morgens ist dunkel gehalten.

dass in den Hochalpen durch die zumeist ansehnliche nächtliche Abkühlung das Wachsthum während der Dunkelzeit stark reducirt und dadurch der gedrungenere Habitus der Alpenpflanzen veranlasst wird. Hinwiederum dürfte bei submersen Pflanzen häufig das Wachsthum während der Nachtstunden überwiegen, da am Tage der volle Turgescenzzustand fortbesteht und da ferner (sowie auch für die im Boden steckenden Pflanzentheile) die nächtliche Abkühlung im allgemeinen geringer ausfällt. Aus dem Gesagten folgt ohne weiteres, dass schon die

1) Vgl. J. Sachs, Arbeit. d. Bot. Inst. zu Würzburg 1878, Bd. I, p. 190.

verschiedenen Organe derselben Pflanze ein ungleiches Resultat ergeben können. Ausserdem ist aus der graphischen Darstellung in Fig. 30 (p. 254) zu ersehen, dass eine geringere abendliche Temperatursenkung nicht die Wachsthumsbeschleunigung aufzuheben vermag, welche in der turgescenten Pflanze durch die Abnahme des Lichtes und durch die abendliche Nachwirkungsbewegung hervorgerufen wird.

Der nähere Verlauf der Periodicität wird natürlich nicht allein durch die äusseren Factoren, sondern auch durch das specifische Reactionsvermögen der Pflanze, durch die Nachwirkung der vorausgegangenen Inductionen, sowie durch die autonomen Oscillationen bestimmt und modificirt. Diese Factoren sind also ebenfalls zu berücksichtigen, wenn man, wie es in Folgendem geschieht, den täglichen periodischen Gang der Zuwachsbewegung (der Gesammtverlängerung) einer Pflanze in das Auge fasst, die dem täglichen Beleuchtungswechsel ausgesetzt ist, während die übrigen Aussenbedingungen (Temperatur, Feuchtigkeit etc.) thunlichst constant gehalten sind. Unter diesen Umständen ergaben die Studien von Sachs[1]), Baranetzky[2]) u. A. für das Längenwachsthum zwar übereinstimmend ein allmähliches Steigen und Fallen der Zuwachsbewegung, jedoch specifische Eigenheiten in dem näheren Verlauf der Curve. Denn während bei vielen Pflanzen, z. B. bei Dahlia variabilis (Fig. 30, Curven *3z* u. *1z*), das Maximum in die frühen Morgenstunden, das Minimum in die Abendstunden fällt, wurde bei anderen Pflanzen eine Verschiebung dieser Wendepuncte beobachtet, die in einzelnen Fällen so weit ging, dass das Maximum erst am Nachmittag, das Minimum erst nach Mitternacht eintrat.

Die secundären Maxima und Minima (vgl. Fig. 30) sind bei voller Constanz der Aussenbedingungen durch die autonomen Oscillationen bedingt, die niemals fehlen, bei einigen Pflanzen aber gering, bei anderen dagegen sehr ansehnlich sind (II, § 5). Dementsprechend beobachtete Baranetzky (l. c.) bei einigen Pflanzen geringere, bei anderen Pflanzen aber ansehnlichere secundäre Oscillationen als bei Dahlia variabilis (Fig. 30, Curve *1z*)[3]). Die Oscillationen in dieser Curve (Fig. 30) dürften allerdings zum Theil durch die Aussenbedingungen verursacht sein, die in den Versuchen von Sachs nicht so constant erhalten wurden, wie in den Experimenten Baranetzky's. Uebrigens ist einleuchtend, dass diese secundären Oscillationen in der Curve *3z* zurücktreten, die nach den dreistündigen Mittelwerthen construirt ist.

Diese Tagesperiode der Zuwachsbewegung kommt offenbar in analoger Weise zu Stande wie die nyctitropischen Bewegungen, die wir desshalb schon hier berücksichtigen müssen (vgl. II, Kap. XII). Für diese nyctitropischen Bewegungen, die theilweise durch eine entsprechende Verlangsamung oder Beschleunigung des Wachsthums, theilweise durch eine Turgorvariation vermittelt werden, habe ich nachgewiesen, dass es sich nicht etwa um die Regulation einer erblich überkommenen periodischen Bewegungsthätigkeit handelt. Denn in continuirlicher Beleuchtung hören die täglichen Bewegungen allmählich auf,

---

1) Sachs, Arbeit. d. Bot. Instit. in Würzburg 1872, I, p. 99.

2) Baranetzky, Die tägl. Periodicität im Längenwachsthum 1879 (Sep. aus Mém. d. l'Acad. d. St. Pétersbourg, VII. sér., Bd. 27).

3) Vgl. auch G. Kraus, Annal. d. jardin. botan. d. Buitenzorg 1895, Bd. 12, p. 203.

während die autonomen Bewegungen fortdauern, die bei manchen Pflanzen sehr gering, bei anderen ansehnlich sind, und die einen Rhythmus zum Theil in weniger als einer Stunde, zum Theil erst in einigen Stunden ausführen. Wird die Pflanze, die in continuirlicher Beleuchtung die Tagesbewegungen eingestellt hat, verdunkelt, so ruft der Beleuchtungswechsel eine Bewegung hervor, auf die in constanter Finsterniss (oder Beleuchtung) in einem ähnlichen Zeitmaass, aber mit nachlassender Amplitude, eine oder einige Schwingungen folgen. Durch das gleichsinnige Zusammengreifen dieser Nachwirkungsbewegungen und der stetig wiederholten Reizwirkung des täglichen Beleuchtungswechsels kommt allmählich die volle Amplitude der Tagesbewegungen zu Stande, sowie ja auch die Schwingungsamplitude eines Pendels durch die fortdauernde Summation der Nachschwingung und eines neuen Impulses allmählich vergrössert wird. Sowie aber das Pendel nach Sistirung der Anstösse noch einige Zeit nachschwingt, so klingt in constanter Finsterniss (oder in continuirlicher Beleuchtung) die accumulirte Tagesbewegung allmählich aus, die bei einigen Pflanzen nur wenige Tage, bei anderen Pflanzen bis zu 14 Tagen verfolgbar ist.

Nach den vorliegenden Untersuchungen ist es im hohen Grade wahrscheinlich, dass in Bezug auf die Tagesperiode der Zuwachsbewegung ähnliche Verhältnisse obwalten. Denn Sachs[1] und besonders Baranetzky (l. c. p. 5) beobachteten an den in das Dunkle gebrachten Pflanzen eine Nachwirkung der täglichen Periodicität der Zuwachsbewegung, die nach Baranetzky z. B. in den Sprossen von Gesneria tubiflora schon in einigen Tagen verwischt, in den Sprossen von Helianthus tuberosus aber nach 14 Tagen noch nicht ganz ausgeklungen war. Ferner konnten Baranetzky (l. c. p. 17) an den Trieben, die im Dunkeln aus den Knollen von Helianthus tuberosus und Gesneria tubiflora entstanden waren, Godlewski[2] an den im Dunkeln erwachsenen Keimpflanzen eine der täglichen Rhythmik entsprechende Wachsthumsschwankung nicht beobachten. Im Dunkeln werden aber (ebenso bei Blättern) die autonomen Bewegungen fortgesetzt, die bei kurzer Zeitdauer des Rhythmus leicht, bei genügend langer Dauer des Rhythmus schwierig oder gar nicht von den Nachwirkungen der Tagesperiode zu unterscheiden sind. In diesem Falle wird zudem das Auseinanderhalten durch die Verschiebungen des Zeitmaasses eines Rhythmus erschwert, eine Verschiebung, welche sowohl die Nachwirkungen der täglichen Zuwachsperiode, als auch der nyctitropischen Bewegungen erfahren. Wenn also Baranetzky (l. c. p. 17) an einigen, aber nicht an allen Trieben, die im Dunkeln aus der Rübe (Brassica rapa) producirt wurden, eine annähernd mit dem täglichen Rhythmus übereinstimmende Periodicität des Wachsthums beobachtete, so dürfte es sich um eine autonome Periodicität, aber nicht um eine Nachwirkung der Tagesperiode gehandelt haben, die von der Rübe auf die Triebe überging.

Somit entspringt die tägliche Periode der Zuwachsbewegung und der nyctitropischen Bewegungen nicht aus einem erblich überkommenen Rhythmus, der

---

1) Sachs (l. c. p. 167) war geneigt, diese Nachwirkungen einer unzureichenden Abhaltung des Lichtes zuzuschreiben. Baranetzky (l. c.) zeigte dann, dass die Nachwirkung auch dann fortschreitet, wenn eine gewisse Zunahme der Helligkeit der Beschleunigung der Zuwachsbewegung entgegenwirkt.

2) E. Godlewski, Anzeiger d. Akad. d. Wissensch. zu Krakau 6. Juni 1889.

durch den Tageswechsel nur zeitlich verschoben wird, sondern ist das Product der sich täglich wiederholenden Beeinflussung der reactionsfähigen Pflanze durch die äusseren Factoren. Die mehr oder minder ausgiebigen Nachwirkungen werden sich vermuthlich bis zu einem gewissen Grade auf alle diejenigen Vorgänge erstrecken, die mit dem Wachsthum und den hierbei betheiligten Factoren zusammenhängen, also z. B. auf die Gewebespannung und vielleicht auf das Oeffnen und Schliessen der Spaltöffnungen. Uebrigens wurde bereits an anderer Stelle (II, p. 245) hervorgehoben, dass in dem Organismus auf sehr verschiedenartige Reactionen eine gewisse und zum Theil eine sehr ansehnliche Nachwirkung folgt.

Im näheren sind indess in Bezug auf das Zustandekommen der Tagesperiode verschiedene, der experimentellen Behandlung zugängliche Fragen noch nicht erledigt. So ist noch unentschieden, ob nicht nur die durch den Beleuchtungswechsel, sondern auch die durch die rhythmische Veränderung der Temperatur (bei constanter Beleuchtung) und des Turgors verursachte Reaction eine Nachwirkung zur Folge hat und ob der Gang der Nachwirkung nur durch die reale, als Resultante erzielte Bewegung bestimmt wird. Sollte Letzteres zutreffen, so würde z. B. in der Nachwirkungscurve (vgl. Fig. 30 p. 254) das Minimum nicht auf die Tages-, sondern auf die Nachtzeit fallen, wenn die Pflanze zuvor, in Folge der besonderen Combination der Factoren, während der Nachtzeit die geringste Wachsthumsthätigkeit entfaltete (II, p. 255). Der verschiedenartige Verlauf der Zuwachscurve unter den in der Natur gebotenen Bedingungen ist vielleicht eine der Ursachen, dass in den Studien über die Nachwirkung (an im Freien erwachsenen Pflanzen) ein verschiedenartiger Verlauf der Curve sogar für verschiedene Individuen derselben Art gefunden wurde und dass das Minimum der Curve zuweilen in die Nachtzeit fällt. Eine bestimmte Entscheidung ist nur auf empirischem Wege möglich, da man theoretisch nicht voraussagen kann, ob die Nachwirkung wesentlich durch die resultirende Bewegung oder vorwiegend durch die besonderen Reactionen verursacht wird, die speciell durch den Beleuchtungswechsel hervorgerufen werden. Eine bindende Schlussfolgerung kann auch nicht auf Grund der Erfahrung gezogen werden, dass die Nachwirkung der nyctitropischen Bewegung in gewissen Fällen durch die zuvor ausgeführte resultirende Bewegung bestimmt wird (II, Kap. XII).

Historisches. Der tägliche Gang der Zuwachsbewegung, wie er sich bei Constanz der übrigen Factoren und auch im Dunkeln abspielt, wurde zuerst von Sachs[1]) genauer verfolgt. Bei Sachs sind auch die früheren Versuche von Meyer, Mulder, Harting, Caspary, Rauwenhoff u. A. kritisch behandelt, in denen für Constanz von Temperatur, Feuchtigkeit u. s. w. gar nicht oder doch nicht genügend gesorgt war. Weiterhin hat dann besonders Baranetzky[2]), der, wie auch Sachs mit einem selbstregistrirenden Apparat (II, § 6) arbeitete, unsere

1) J. Sachs, Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1872, Bd. I, p. 99. — Ueber das Verhalten im Freien vgl. II, p. 253. Ueber die Reaction auf Lichtwechsel II, p. 108.

2) Baranetzky, Die tägl. Periodicität im Längenwachsthum 1879, Sep. a. Mém. d. l'Acad. d. St. Pétersbourg, Bd. 27. — Vorläuf. Mittheil. Bot. Ztg. 1877, p. 639. — Beobachtungen an Monotropa wurden angestellt von Drude, Die Biologie von Monotropa 1873, p. 58.

Kenntnisse über die tägliche Periodicität erweitert. Sachs und Baranetzky verfolgten das Längenwachsthum von Stengeln. Indess ist von vornherein, sowie nach den Versuchen von Reinke[1]) und von J. Friedrich[2]), nicht daran zu zweifeln, dass sich das Dickenwachsthum analog verhält. Für die Blätter verschiedener Pflanzen haben die Untersuchungen von Prantl[3]) und von Stebler[4]) einen ähnlichen Verlauf der Wachsthumsperiodicität wie für die Stengel ergeben. Nach Strehl[5]) kommt auch den Wurzeln von Lupinus albus, nach C. Macmillan[6]) und C. Golden[7]) den Knollen der Kartoffel u. s. w. eine tägliche Wachsthumsperiodicität zu, die da, wo sich diese Organe im Dunkeln und in einer constant temperirten und angefeuchteten Erde befanden, durch die Wechselwirkung mit den oberirdischen Organen veranlasst sein muss. Dass die Pilze wie die höheren Pflanzen reagiren, ist aus II, p. 110 und II, p. 254 zu ersehen, jedoch ist bei den Pilzen die Nachwirkung der Tagesperiode noch nicht empirisch verfolgt worden.

Der nähere Verlauf der täglichen Wachsthumscurve fällt natürlich je nach den specifischen Eigenschaften des Organismus auch dann verschieden aus, wenn nur die Beleuchtung variirt. Denn wir haben gehört (II, p. 108), dass durch Verdunkelung das Wachsthum mancher Pflanzen nur wenig, das anderer Pflanzen aber erheblich beschleunigt wird. Ferner wird bei einem Beleuchtungswechsel die Reaction entweder ziemlich bald oder erst nach einem längeren Latenzstadium bemerklich, und es dauert dann oft lange, bevor der neue Gleichgewichtszustand hergestellt ist. Da somit bei einer langsam reagirenden Pflanze die durch die nächtliche Verdunkelung inducirte Wachsthumsbeschleunigung zur Zeit des Sonnenaufgangs öfters noch nicht den maximalen Werth erreicht hat, und da ebenso durch die Tagesbeleuchtung erst allmählich eine Retardirung des Wachsthums bewirkt wird, so ist es verständlich, dass unter Umständen das Maximum der Zuwachscurve erst am Nachmittag, das Minimum erst nach Mitternacht eintritt. Aehnlich wie diese primäre Reactionscurve fällt wiederum die Nachwirkungscurve aus, und so ist im allgemeinen für ein Zusammenwirken selbst dann gesorgt, wenn der Rhythmus der Nachwirkungsbewegung bei continuirlicher Beleuchtung oder Verfinsterung allmählich etwas modificirt wird. Es ist auch einleuchtend, dass zu der Zeit, in welcher die Nachwirkungsbewegung im Zunehmen begriffen ist, die Verdunkelung einen ansehnlicheren Effect hervorruft, als wenn sie des Morgens vorgenommen wird, weil dann Nachwirkungsbewegung und Reactionsbewegung entgegengesetzt gerichtet sind. Ein solcher Antagonismus kommt auch dann zu Stande, wenn die bisherige Beleuchtungs- und Verdunkelungszeit um 12 Stunden verschoben werden. Dass unter solchen Umständen der Erfolg den Erwartungen entspricht, werden wir noch bei der Besprechung der nyctitropischen Bewegungen erfahren. Auf die Verwickelungen, die durch die gleichzeitige Variation anderer Factoren entstehen, ist schon (II, p. 253)

---

1) Reinke, Bot. Ztg. 1876, p. 148.
2) J. Friedrich, Bot. Ztg. 1897, p. 369.
3) Prantl, Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1873, Bd. I, p. 371.
4) Stebler, Jahrb. f. wiss. Bot. 1878, Bd. 11, p. 47. Vgl. die Kritik dieser Arbeit durch Vines in Arbeit. d. Bot. Instituts in Würzburg 1878, Bd. I, p. 128. Ueber Beobachtungen an dem Blatte von Victoria regia siehe Caspary (Sachs, l. c. p. 187) und O. Drude, Nova Acta d. Leopoldin. Academ. 1881, Bd. 43, p. 247.
5) Strehl, Unters. ü. d. Längenwachsthum d. Wurzel u. d. hypocotylen Gliedes 1874, p. 19. — Vgl. auch Bd. II, p. 110.
6) C. Macmillan, American Naturalist 1891, p. 462.
7) C. Golden, Botan. Centralbl. 1894, Bd. 59, p. 169.

hingewiesen und es sei nur noch daran erinnert, dass die Pflanze schnell diejenige Wachsthumsschnelligkeit annimmt, die der veränderten Temperatur entspricht (II, § 22).

Nachdem schon früher (II, § 26) gezeigt ist, dass der wachsthumshemmende Einfluss auf einer zur Zeit nicht näher aufgeklärten Reizwirkung des Lichtes beruht, ist es fast selbstverständlich, dass uns auch die inneren Vorgänge unbekannt sind, durch welche die Nachwirkung zu Stande kommt.

§ 59. Die jährliche Periodicität.

In dem Wechsel von sommerlicher Thätigkeit und winterlicher Ruhe wird uns in der gemässigten Zone in sehr auffälliger Weise eine von dem Klima abhängige jährliche Periodicität des Pflanzenlebens vorgeführt. Diese Periodicität wird einmal schon dadurch verursacht, dass das Wachsthum durch die Erniedrigung der Temperatur während der Winterzeit verlangsamt oder auch ganz sistirt wird. Ausserdem wird aber in vielen Pflanzen in selbstregulatorischer Weise dafür gesorgt, dass auf die Thätigkeit eine Ruhezeit folgt. Damit ist also in zweckentsprechender Weise erreicht, dass die Pflanze nicht zu frühzeitig austreibt, wenn an warmen Wintertagen zureichende Aussenbedingungen geboten sind. Nun ist es zwar die Aufgabe der Pflanzengeographie, im näheren die Beziehungen zwischen dem jährlichen Rhythmus der klimatischen Factoren und der Vegetationsthätigkeit zu studiren, jedoch erfordert das Thema mit Rücksicht auf die erwähnte selbstregulatorische Periodicität eine freilich nur allgemeine physiologische Behandlung. Wir werden uns hierbei an die Jahresperiode in der gemässigten Zone halten, also z. B. nicht näher auf die Periodicität eingehen, die in warmen Ländern durch den Wechsel einer feuchten und trockenen Jahreszeit hervorgerufen wird.

Wie wir früher erfuhren (II, § 2, 3), tritt bei vielen Pflanzen in einer gewissen Phase der grossen Periode eine partielle oder totale Hemmung der Wachsthumsthätigkeit ein. Das ist nun auch bei denjenigen Pflanzen der Fall, in welchen während der sommerlichen Thätigkeit selbstregulatorisch die Bedingungen für eine längere Ruhezeit vorbereitet und geschaffen werden, bei denen also (unter constanten Aussenbedingungen) die graphische Darstellung der grossen Periode des Wachsens eine Curve liefert, die längere Zeit (d. h. bis zu dem selbstregulatorischen Wiedererwachen) der Abscissenachse parallel oder doch nahezu parallel läuft. Ein derartiges Verhalten kommt den Bäumen, Sträuchern, Stauden, überhaupt denjenigen Pflanzen zu, die eine typische Winterruhe einhalten, ist aber keine Eigenthümlichkeit aller Pflanzen, auch nicht aller Pflanzen unserer Heimath. Denn eine inhärente jährliche Periodicität kommt für Bacterien, Schimmelpilze und alle die Pflanzen nicht in Frage, die ihre Ontogenese in kurzer Zeit durchlaufen. Wie in diesen Organismen, so fällt bei geeigneten Aussenbedingungen eine Ruhezeit auch bei zahlreichen tropischen Pflanzen aus, die zum Theil sogar in unseren Gewächshäusern während der Winterzeit wachsthumsthätig sind. Aber auch gewisse einheimische Pflanzen, wie Stellaria media, Senecio vulgaris u. a., deren Samen sogleich nach der Reife keimen, findet man in einem besonders milden Winter im Freien in allen Phasen der Entwickelung.

Allen diesen und den sich ähnlich verhaltenden Pflanzen wird also eine Winterruhe nur durch die klimatischen Verhältnisse, also in erster Linie durch die Erniedrigung der Temperatur aufgedrängt. (Ueber Ruhezeit in Folge zu hoher Temperatur vgl. II, § 22.)

Dass aber anderen Pflanzen eine autogene Ruheperiode zukommt, lehrt schon die Erfahrung, dass die sich entlaubenden und immergrünen Holzgewächse unserer Heimath nach dem Abschluss der sommerlichen Vegetationsperiode auch dann in die Winterruhe übergehen, wenn sie bei guter Beleuchtung in einem warmen Hause gehalten werden. Ebenso verhalten sich diese Pflanzen in wärmeren Ländern, z. B. in Madeira, wo Eiche, Buche, Obstbäume u. s. w. ihre Blätter abwerfen und in eine Ruhepause eintreten, obgleich die Mitteltemperatur des kältesten Monats (Januar) 15,4 C. beträgt und obgleich in dem feuchten Klima viele einheimische und tropische Pflanzen während des ganzen Jahres wachsthumsthätig sind[1]. Auch die im Boden perennirenden Theile unserer Stauden haben eine autonome Winterruhe. Demgemäss lassen sich die meisten Rhizome, Zwiebeln, Knollen im Herbst nicht treiben, und es ist allgemein bekannt, dass die Kartoffelknolle während des Winters in einem Keller Ruhe hält, in dem sie im Frühjahr selbst dann Triebe entwickelt, wenn inzwischen die Temperatur des Raumes etwas gesunken ist[2].

Ohne die zureichenden Aussenbedingungen ist natürlich eine Entwickelung unmöglich, die aber immer nur dann eintritt, wenn die Pflanze zur Wachsthumsthätigkeit befähigt ist. Diese Befähigung stellt sich je nach den specifischen Eigenheiten der Art früher oder später ein, und demgemäss kann man durch die Erhöhung der Temperatur (d. h. durch günstige Aussenbedingungen) in gewissen Pflanzen schon vor Ende des Jahres, in anderen erst im Frühjahr eine ausgiebige Entwickelung anregen. So vermochte Askenasy[3] Forsythia viridissima und Cornus mas schon im December, Prunus avium im Januar zum Blühen zu bringen. Aehnliches beobachtet man auch z. B. an Salix, Corylus, Syringa und anderen Pflanzen, die in einem milden Winter frühzeitig blühen, während sich Fagus sylvatica, Quercus pedunculata, Tilia, Castanea vesca etc. erst im März oder April erfolgreich treiben lassen. Bei den zuletzt genannten Pflanzen umfasst eben die Ruhephase in der grossen Periode einen längeren Zeitabschnitt. Da dieses ebenso der Fall ist, wenn sich die Pflanze unter günstigen Aussenbedingungen befindet, so bemerkt man auch in einem warmen Gewächshause zunächst keine Veränderung an den Knospen, die sich gegen das Frühjahr allmählich merklich vergrössern, während unter denselben Bedingungen bei Prunus avium, Cornus mas u. s. w. schon im December oder Januar eine Vergrösserung der Knospen eintritt[4]. Damit soll natürlich nur gesagt

---

1) Heer, Bot. Ztg. 1852, p. 209; Schacht, Madeira u. Teneriffa 1859. Vgl. auch Askenasy, Bot. Ztg. 1877, p. 832. — Vgl. übrigens § 61.

2) Andere Bspl. bei Askenasy, Bot. Ztg. 1877, p. 819; Grisebach, Die Vegetation d. Erde 1872, Bd. 2, p. 399; Ernst, Bot. Ztg. 1876, p. 38; Krasan, Beiträge z. Kenntniss d. Wachsthums d. Pflanzen 1873 (Sep. a. Sitzungsb. d. Wiener Akad. Bd. 77, Abth. I).

3) Askenasy, Bot. Ztg. 1877, p. 793. Vgl. ferner Duchartre (Askenasy, l. c. p. 826); Krasan, l. c. (Salix nigricans, Evonymus europaeus, Prunus padus).

4) Als Askenasy (l. c. p. 824) in Wasser stehende Zweige von Prunus avium bei 15—20° C. in einem Treibhause hielt, fand er durch Wägung und Messung, dass sich

sein, dass die Wachsthumsthätigkeit allmählich lebhafter wurde, die unter günstigen Aussenbedingungen vielleicht nie zum völligen Stillstand kam.

In der Natur wie im Experiment hängt der Erfolg stets von dem Zusammenwirken der mit der Zeit zunehmenden Wachsthumsbefähigung und der veränderlichen Aussenbedingungen ab. Wenn somit durch niedere Temperatur die volle Entfaltung der Fähigkeit längere Zeit zurückgehalten ist, so wird nach der Herstellung günstiger Aussenbedingungen die Entwickelung viel schneller von statten gehen, als es einige Wochen zuvor der Fall gewesen sein würde. Daraus erklärt sich die schnelle Entwickelung, die dann eintritt, wenn nach einem kalten Frühjahr endlich gegen Ende April oder im Mai warme Tage kommen. Ebenso ist es klar, dass das Blühen und Belauben in einem warmen Winter und Frühjahr frühzeitiger stattfindet. Da aber der Verfrühung durch die selbstthätige Ausbildung der Wachsthumsfähigkeit Grenzen gezogen sind, so kommen in einem warmen Januar wohl Cornus mas und Salix, aber nicht Eiche und Buche zur Entwickelung, die auch in Süditalien und auf Madeira erst im März oder April austreiben[1]. Immerhin beträgt die Winterruhe der Buche auf Madeira nur 149 Tage, d. h. etwa 45 Tage weniger als in der Schweiz[2], und gegenüber Lesina am adriatischen Meere ist die Vegetation in Paris im Mittel um 43 Tage, in Pultowa um ungefähr 100 Tage verspätet[3]. Wird aber eine Pflanze aus der südlichen Hemisphäre zu uns versetzt, so strebt sie vermöge ihrer inneren Periodicität im Winter nach Thätigkeit und entwickelt in der That, wenn es die Aussenverhältnisse erlauben, zu ungewöhnlicher Zeit Blüthen und Blätter. Indem aber die Entfaltung der Thätigkeit durch die kühle Jahreszeit zurückgehalten, die Ruhezeit also verlängert wird, ist die Pflanze im Verlaufe von einem oder von einigen Jahren an den unserem Klima entsprechenden Verlauf der Jahresperiode accommodirt[4].

Die allgemeinen Erfahrungen lehren schon, dass die grosse Periode und ebenso die Ruhepause in dieser specifische Eigenthümlichkeiten und Verschiedenheiten bieten (vgl. II, § 2, 3). Nach den weiterhin (II, § 60) mitzutheilenden Erfahrungen über die Beeinflussung der autonomen Ruhezeit kann es ferner nicht Wunder nehmen, dass sich individuelle Differenzen finden, und dass in manchen

---

die Knospen zwischen dem 4. und 20. December nur sehr wenig, zwischen dem 23. December und 10. Januar merklich vergrösserten und dann fernerhin durch ein beschleunigtes Wachsen zum Blühen kamen. Ueber derartige Versuche vgl. ferner Geleznoff, Bullet. d. l. soc. imp. d. Natur. d. Moscou 1851, Bd. 24, p. 134; Busse, Flora 1893, p. 171; Küster, Beiträge z. wiss. Botanik von Fünfstück 1898, Bd. II, p. 404 bis 413. Ueber Stoffumwandlungen in den Knospen siehe A. Fischer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1891, Bd. 22, p. 160 u. Pfeffer, Physiol. II. Aufl., Bd. I, p. 514. — Ueber Bildungszeit, Bau d. Knospen u. s. w. siehe Mohl, Bot. Ztg. 1844, p. 90; A. Faist, Bot. Centralbl. 1888, Bd. 36, p. 43; Groom, Bot. Centralbl. 1894, Bd. 59, p. 138; P. Albert, Beiträge z. Entwickelungsgesch. d. Knospen. Rostock, Dissertation 1894; E. Jahn, Bot. Centralbl. 1894, Bd. 59, p. 263.

1) Vgl. Grisebach, Die Vegetation der Erde 1872, Bd. I, p. 274.

2) Heer, Bot. Ztg. 1853, p. 210.

3) Vgl. Kerner, Pflanzenleben I. Aufl., 1887, Bd. I, p. 528; Drude, Pflanzengeographie 1890, p. 36; Fr. Ludwig, Lehrb. d. Biologie 1895, p. 146.

4) A. de Candolle, Mém. présentés p. divers. savants 1806, Bd. I, p. 349.

Culturrassen die Ruhezeit erheblich verkürzt oder verlängert ist[1]). Den besonderen Zielen und Zwecken entsprechend tritt die Ruhephase in verschiedenen Entwickelungsstadien und nicht in allen Organen einer Pflanze in derselben Weise und zu derselben Zeit ein. Ich erinnere nur daran, dass die Ruhezeit sich zumeist nach der Samenreife einstellt, bei Colchicum autumnale aber zwischen Befruchtung und Ausbildung der Frucht eingeschaltet ist[2]). Ferner kommt eine Ruhezeit den Samen (oder anderen Fortpflanzungsorganen) verschiedener Pflanzen zu, deren vegetativen Theile keine autonome Ruhephase besitzen, und umgekehrt. Ferner bringt es der differente Verlauf der grossen Periode mit sich, dass in den verschiedenen Organen derselben Pflanze die Ruheperiode zu verschiedener Zeit beginnt und beendet wird. So pflegt bei Holzpflanzen in dem Xylem das Dickenwachsthum früher anzufangen, aber auch früher aufzuhören, als in dem Phloëm (II, § 4). Weiter kommt vermöge der Selbstregulation in der Pflanze nur ein Theil der angelegten Knospen zur Weiterentwickelung (II, § 45).

Wurzel u. s. w. In dem natürlichen Verlauf der Jahresperiode kommt freilich auch in Betracht, dass die Organe einer Pflanze verschiedenen Aussenbedingungen ausgesetzt sind. Die Thatsache, dass im Frühjahr der in ein Warmhaus eingeführte Zweig einer Pflanze austreibt, während die im Freien (in niederer Temperatur) befindlichen Aeste in Ruhe verharren[3]), lehrt, dass durch Localisirung der Ausseneinflüsse an den Organen derselben Pflanze eine sehr weitgehende Entwickelungsdifferenz veranlasst werden kann (vgl. auch II, § 22). Nun sind die oberirdischen Organe der Pflanze anderen Temperaturverhältnissen, überhaupt anderen Bedingungen ausgesetzt, als die im Boden befindlichen Organe, und es ist u. a. noch nicht endgültig erledigt, in wie weit z. B. die Unterschiede in dem Verlauf der Jahresperiode des Sprosses und der Wurzel durch die Verschiedenheit der Aussenbedingungen oder durch die autonome Periodicität verursacht werden. In Hinsicht auf das zweckentsprechende Zusammenwirken ist es verständlich, dass bei der Keimung von Samen, Zwiebeln, Knollen etc. die Wurzeln in der Entwickelung vorauseilen. In den erstarkten und ausdauernden Pflanzen ist dieses nicht gerade nothwendig. Speciell bei den Holzpflanzen pflegt das Dickenwachsthum in der Wurzel viel länger als im Stamme und öfters bis tief in den Winter, ja bis zum Frühjahre thätig zu sein[4]). Jedenfalls ist also in der Natur die Ruhezeit der Wurzel sehr abgekürzt, da in ihr das Dickenwachsthum zu derselben Zeit oder doch nur wenig später beginnt wie im Stamme. Vermuthlich ist dieses Verhalten, wenigstens theilweise, durch die geringere Senkung der Temperatur im Boden bedingt, und vielleicht ist es besonders günstigen Aussenbedingungen zu verdanken, dass in einzelnen Fällen in der Wurzel ein völliger Stillstand des Wachsthums nicht festgestellt werden konnte. Eine ähnliche Rhythmik gilt auch für das Längenwachsthum und die Production der Seitenwurzeln; Thätigkeiten, die gewöhnlich am lebhaftesten

---

1) Nach Volkens (Gartenflora 1896, p. 2) scheinen die Knollen gewisser Kartoffelsorten der Ruhe nicht zu bedürfen. Ueber die ungleiche Ruhezeit der Kartoffel vgl. auch de Vries, Landwirth. Jahrbücher 1878, Bd. 7, p. 244. [B. Schmid, Ber. d. bot. Ges. 1901, p. 67.]

2) Vgl. Krasan, Beiträge z. Kenntniss d. Wachsthums d. Pflanzen 1873 (Sep. a. Sitzungsb. d. Wien. Akad. Bd. 77, Abth. I).

3) Duhamel, Naturgesch. der Bäume 1765, Bd. 2, p. 209; Mustel, Traité d. l. végétation 1781, Bd. 2, p. 326; Göppert, Wärmeentwickelung 1830, p. 220.

4) H. v. Mohl, Bot. Ztg. 1846, p. 314; 1862, p. 313 u. die II, § 4 citirte Literatur. Ferner Resa, Ueber die Periode d. Wurzelbildung. 1877, p. 36; Wieler, Cohn's Beiträge z. Biologie 1893, Bd. 6, p. 101; O. G. Petersen, Botan. Centralbl. 1898, Bd. 75, p. 272. [J. Hämmerle, Fünfstück's Beitr. z. wiss. Bot. 1901, Bd. 4, p. 149.]

im Frühjahr aufgenommen werden, aber öfters ein secundäres Maximum im Herbst aufzuweisen haben. Da dieses secundäre Maximum von Resa (l. c.) und Petersen (l. c.) beobachtet, von Wieler (l. c. p. 102) aber vermisst wurde, so tritt es vielleicht, ebenso wie der Augusttrieb, nicht in jedem Jahre ein. Weil aber die bisherigen Studien sich nur auf den natürlichen Verlauf der Wurzelperiodicität beziehen, bei der nicht nur die directe Beeinflussung der Wurzel durch die Aussenbedingungen, sondern auch die variable Wechselwirkung mit den oberirdischen Organen eine Rolle spielt, so ist das Zustandekommen eines abweichenden Resultates sehr wohl verständlich. Zudem ist zu bedenken, dass die verschiedenartigen Wurzeln einer Zwiebel, eines Rhizoms etc. wenigstens zum Theil einen anderen Rhythmus befolgen [1]).

Samen, Sporen u. s. w. Auch die Fortpflanzungsorgane der höheren und niederen Pflanzen bieten in Bezug auf die Ruhezeit weitgehende Verschiedenheiten. Während die Samen vieler Pflanzen sogleich keimfähig sind, tritt diese Keimbefähigung in dem Samen anderer Pflanzen erst nach einer Ruhezeit von einigen Wochen oder Monaten oder von mehr als einem Jahre ein. Das ist auch dann der Fall, wenn die Samen nicht trocken aufbewahrt werden, sondern sich dauernd in günstigen Keimbedingungen befinden. So beginnt in dem Samen der Trapa natans und wohl der meisten Wasserpflanzen, die nach der Reife auf den Grund der Gewässer sinken, die Weiterentwickelung im nächsten Frühjahr. Ferner keimen nach Wiesner [2]) die Samen von Viscum, nach Kienitz [3]) die Samen der Weisstanne, Buche, Hainbuche, Esche, Zirbe erst im nächsten Jahre, und nur vereinzelt sah dieser Forscher einen Samen der Zirbe schon im ersten Jahre keimen. Ueberhaupt machen sich öfters individuelle Differenzen geltend. So gelangen z. B. in einer Aussaat der Samen von Cuscuta, Euphorbia cyparissias und exigua eine Anzahl von Samen sehr bald, andere erst in den folgenden Jahren zur Keimung (bei Euphorbia exigua im Laufe von 9 Jahren) [4]).

Nur zum Theil fällt eine solche Keimverzögerung auf die erschwerte Permeabilität der Samenschale [5]), denn bei denjenigen Samen, die trotz der völligen Aufquellung nicht sogleich keimen, ist die Ursache der Verzögerung in der inhärenten Ruhezeit zu suchen. Während dieser Ruhephase in der Entwickelungsperiode kann, ebenso wie bei vegetativen Organen, das Wachsthum still stehen oder langsam fortschreiten, wie das bei Eranthis hiemalis, Ranunculus ficaria und anderen Samen der Fall ist, die zur Zeit der Samenreife einen kleinen Embryo besitzen, der sich auf Kosten des Endosperms allmählich vergrössert [6]). Augenscheinlich kann aber die autonome Ruhezeit in Folge der vorausgegangenen Culturbedingungen verschieden ausfallen. Uebrigens ist auch noch nicht genügend aufgeklärt, unter welchen

---

1) Vgl. B. Rimbach, Bericht d. Bot. Gesellsch. 1899, p. 30; Goebel, Organographie 1900, II, p. 490.

2) Wiesner, Bericht d. Bot. Gesellsch. 1897, p. 514.

3) Kienitz, Bot. Centralbl. 1880, p. 52.

4) Winkler, Ber. d. bot. Gesellsch. 1883, p. 452; Botan. Centralbl. 1889, Bd. 38, p. 830; Wiesner, Biologie der Pflanzen 1890, p. 41. Ferner Angaben bei Nobbe, Samenkunde 1876, p. 352; Detmer, Physiol. d. Keimungsprocesses 1880, p. 325; de Candolle, Pflanzenphysiologie 1833, Bd. 2, p. 302, 306. — Ueber das Keimen unreifer Samen siehe Nobbe, l. c. p. 339; Wiesner, l. c. p. 40; J. C. Arthur, Americ. Naturalist 1895, p. 804; Kinzel, Versuchsstat. 1900, Bd. 54, p. 125 u. die an diesen Stellen citirte Literatur.

5) Vgl. Wiesner, l. c. p. 41 u. s. w.

6) Vgl. G. Haberlandt, Die Schutzvorrichtungen der Keimpflanze 1877, p. 50; Goebel, l. c. p. 454.

Umständen die tief in der Erde liegenden Samen gewisser Pflanzen lange Zeit (bis zu 50 Jahren) ruhen und ihre Lebensfähigkeit bewahren, so dass sie beim Aufgraben des Bodens keimen[1]).

Bei Pilzen[2]) **und Algen**[3]) sind die zur schnellen Vermehrung bestimmten Fortpflanzungsorgane (Conidien, Sporangiumsporen, Schwärmsporen u. s. w.) sehr gewöhnlich zu sofortiger Weiterentwickelung befähigt, jedoch werden von demselben Organismus öfters andere Fortpflanzungsmittel (Zygoten, Dauersporen, Sclerotien etc.) gebildet, die erst nach einer gewissen Ruhezeit keimen. Da aber diese Ruhezeit, vielleicht in noch höherem Grade als bei Blüthenpflanzen, einmal nach den Entwickelungsbedingungen verschieden ausfällt und ferner durch besondere Einflüsse verkürzt werden kann (vgl. II, § 60), so ist es begreiflich, dass die verschiedenen Forscher öfters zu einem verschiedenen Resultate kamen. So giebt z. B. de Bary (l. c.) für die reifen Oosporen von Saprolegnia eine Ruhezeit von 45—145 Tagen an, während Klebs (l. c.) bei günstiger Temperatur schon nach 8—10 Tagen die Keimung beobachtete. Ferner fand z. B. E. Ch. Hansen (l. c.), dass die Sclerotien von Coprinus stercorarius und niveus zum Theil sogleich, zum Theil erst nach einer 2—3jährigen Ruhe entwickelungsfähig waren.

Trockenperiode und Lichtperiode. Ausser durch die Temperatur wird insbesondere durch die Wiederkehr einer trockenen Jahreszeit eine jährliche Periodicität veranlasst. In dieser tritt auch in einem tropischen Klima in gewissen Pflanzen eine Entlaubung und eine Ruheperiode ein, die vermuthlich ebenfalls theilweise nur durch die hemmende Wirkung des Wassermangels, theilweise durch die gleichzeitige Regulation einer autogenen Periodicität zu Stande kommt[4]). — Ausserdem ist auch die mit der Tageslänge veränderliche Zeit des Lichtgenusses von Bedeutung. Durch diese Variable wird vermuthlich im Mittelmeer und wohl auch in der Nordsee der jährliche Vegetationsrhythmus der in Wasser lebenden Algen regulirt. In diesen scheint indess eine völlige Ruhezeit nicht einzutreten, jedoch pflegen viele Algen im Sommer mehr vegetativ, im Winter mehr reproductiv thätig zu sein[5]).

§ 60. Die Beeinflussung der Jahresperiode durch die Aussenbedingungen.

Wie früher (II, § 2, 3) erörtert wurde, vermag die Pflanze bei vollster Thätigkeit in selbstregulatorischer Weise das Wachsthum des Ganzen oder einzelner Organe zeitweilig herabzusetzen. Ausser der Wachsthumsthätigkeit scheinen aber in der autogenen Winterruhe, wie es zweckmässig ist, auch die übrigen Functionen eingeengt zu werden. Denn nach den allerdings unzureichenden

---

1) Peter, Nachricht. d. Göttinger Gesellschaft d. Wissenschaft 1894, p. 373 und die hier citirte Lit. — Fr. Müller, Biol. Centralbl. 1886, Bd. 6, p. 513 (Rhizome).

2) Literatur De Bary, Vergl. Morphol. u. Biolog. der Pilze etc. 1884, p. 356, 370; E. Ch. Hansen, Bot. Ztg. 1897, p. 121; J. Eriksson, Centralbl. f. Bacteriolog. II. Abth., 1898, Bd. 4, p. 431; Klebs, Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 33, p. 571.

3) Cohn, Annal. d. scienc. naturell. 1856, IV. sér., Bd. 5, p. 191; Falkenberg in Schenk's Handbuch 1882, Bd. 2, p. 237; Götz, Flora 1897, p. 99.

4) Vgl. Schimper, Pflanzengeographie 1898, p. 286, 370. Vgl. auch J. Huber, Bot. Centralbl. 1898, Bd. 76, p. 259.

5) Lit. G. Berthold, Mittheil. a. d. Zool. Station zu Neapel 1882, Bd. III, p. 429; Oltmanns, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 23, p 413; Kuckuck, Ber. d. Bot. Gesellsch. 1897, p. 446; Schimper, l. c. p. 446.

Untersuchungen werden sogar (unter gleichen Aussenbedingungen) die Athmungs-[1]) und Stoffwechselthätigkeit verlangsamt, die aber nie völlig zum Stillstand kommen, so lange sich die Pflanze unter Bedingungen befindet, die eine Entfaltung der Lebensthätigkeit gestatten (I, p. 575). Da aber die lebensthätige Pflanze reactionsfähig ist, so werden auch während der autogenen Ruheperiode durch Verletzung eine Steigerung der Athmung, sowie Callus- und Korkbildung, also diejenigen Reactionen hervorgerufen, die auf Ueberwindung und Heilung einer Wunde berechnet sind (II, § 38)[2]). Jedoch scheinen diese Schutzreactionen während der autogenen Ruhezeit langsamer von statten zu gehen, als bei der in voller Thätigkeit befindlichen Pflanze. Auch werden an einem während der Ruheperiode angefertigten Steckling zumeist schwieriger und langsamer Wurzeln gebildet, und die Knospen kommen öfters gar nicht zur Entwickelung. Uebrigens sind die vorhin erwähnten Wundreactionen transitorische Reactionen, durch welche die Winterruhe der Regel nach nicht aufgehoben wird.

Die Realisirung und die Intensität der angestrebten Thätigkeiten sind in jeder Phase der grossen Periode, also auch in den autogenen Ruhezuständen von den Aussenbedingungen abhängig und dementsprechend werden z. B. in der Winterruhe durch die Herabsetzung der Temperatur und des Turgescenzzustandes die Athmung verlangsamt, die zeitliche Dauer der Ruhephase aber vergrössert. Ferner ist bekannt, dass durch besondere Bedingungen und Eingriffe der normale Verlauf der Ontogenese in mannigfacher Weise modificirt wird, dass z. B. der Ausfall bestimmter Entwickelungsabschnitte veranlasst wird, dass schlummernde Organe oder Fähigkeiten erweckt oder umgekehrt die Wachsthumsthätigkeit eines Organes zeitweise oder dauernd gehemmt werden (II, § 2, 3, 45, 46). Dass Analoges auch in der autogenen Ruhezeit vorkommt, ist also von vornherein zu erwarten und wird durch die Erfahrungen bestätigt. So haben wir gehört (II, p. 168, 196), dass das Entblättern im Frühjahr bei vielen Holzpflanzen eine zweite Belaubung durch die sofortige Fortentwickelung derjenigen Anlagen veranlasst, die sich normalerweise zu Winterknospen entwickelt hätten. In diesem Falle werden also die langsame sommerliche Bildungsthätigkeit und die winterliche Ruhezeit übersprungen. Letztere fällt auch dann aus, wenn, wie es zuweilen zutrifft, ein Baum in Folge der besonderen (unbekannten) Constellation der derzeitigen und vorausgegangenen Aussenbedingungen im Herbst zum zweiten Male blüht[3]), also wenn sich die zur Winterruhe bestimmten Knospen sogleich weiter entwickeln. Ferner wird bei verschiedenen Pflanzen durch Aetherisiren oder Chloroformiren, durch den Temperaturwechsel oder durch das Austrocknen die Ruhezeit verkürzt. Voraussichtlich wird auch durch verschiedene andere Mittel eine solche Verkürzung

---

1) H. Müller-Thurgau, Landwirth. Jahrbüch. 1885, Bd. 14, p. 861; N. J. C. Müller, Beiträge z. wissenschaftl. Botan. von Fünfstück 1898, II, p. 247. Vgl. ferner Bd. I, p. 529.

2) C. Rechinger, Verhandl. d. zool.-bot. Ges. in Wien 1893, p. 317; Jost, Bot. Ztg. 1893, p. 100; J. H. Wakker, Bot. Centralbl. 1887, Bd. 32, p. 239.

3) Literatur bei Möbius, Beiträge zur Lehre von der Fortpflanzung 1897, p. 105. Zuweilen wird an Stecklingen oder an den Stücken einer Kartoffelknolle ein frühzeitiges Austreiben durch Verletzen veranlasst. Vgl. z. B. Jost, Bot. Ztg. 1893, p. 101.

herbeiführbar sein, die unter Umständen bis zur Ueberspringung der Ruhephase geht, ohne dass desshalb die erblichen Eigenschaften der Pflanze (auch in Bezug auf die autogene Ruheperiode) verändert werden müssen.

Nach W. Johannsen[1]) lässt sich durch **Aetherisiren oder Chloroformiren** bei manchen Pflanzen (Syringa vulgaris, Prunus triloba) eine Verfrühung des Austreibens um 3—6 Wochen erzielen, während durch die gleiche Behandlung die Ruheperiode anderer Pflanzen weniger oder auch nicht merklich verkürzt wird. Durch ein transitorisches (12—48stündiges) Aetherisiren wird also in der Pflanze gleichsam eine Revolution hervorgerufen, die sich auch in der Steigerung der Athmungs- und Stoffwechselthätigkeit kundgiebt (I, p. 575). Da eine solche Beschleunigung der Athmung, sowie der Wachsthumsthätigkeit allgemeiner durch submaximale Dosen von Giften u. s. w. veranlasst wird (I, p. 575, II, p. 128), so wird vermuthlich auch eine gewisse Modification der Ruheperiode durch die Einwirkung verschiedener anderer Stoffe erreichbar sein.

Der Reactionserfolg ist immer von dem jeweiligen Zustand der Pflanze abhängig. Es ist desshalb verständlich, dass das Aetherisiren kaum Erfolg hat, wenn es im Sommer oder zu Beginn des Herbstes, d. h. in denjenigen Phasen der grossen Periode vorgenommen wird, in welcher die Wachsthums- und Bildungsthätigkeit der Knospen verlangsamt ist, bezw. den minimalen Werth erreicht (Johannsen, 1900, l. c. p. 10)[2]). Der positive Erfolg, der durch das Entblättern während der Bildungszeit der Knospen im Frühjahr erzielt wird, lehrt zugleich, dass, wie zu erwarten ist, die Curven der Reifung (der grossen Periode) und der Reactionsfähigkeit der Knospe nicht parallel laufen.

Temperatur. Augenscheinlich wird bei verschiedenen Pflanzen durch den Aufenthalt in niedriger Temperatur eine gewisse Abkürzung der Ruheperiode veranlasst. Schon Knight[3]) beobachtete, dass ein Weinstock, der einige Zeit in der Kälte verweilt hatte, nach dem Einbringen in ein Gewächshaus früher im Winter austrieb, als Exemplare, die dauernd in dem Gewächshaus gestanden hatten. Ein gleiches Resultat wurde von mir mit Ampelopsis, Lycium, Syringa, von H. Müller-Thurgau[4]) mit Kartoffelknollen erhalten. Durch ein solches Verhalten wird offenbar in der Natur die Ruheperiode in einem verschiedenen Grade verkürzt. Bis dahin ist aber noch nicht ermittelt, ob der längere Aufenthalt in einer niedrigen Temperatur oder der öftere Temperaturwechsel einen besseren Erfolg hat und ob die stärkere Reizwirkung mit oder ohne Gefrieren zu Stande kommt. Thatsächlich tritt in der Kartoffel und in anderen Pflanzen auch schon über 0° eine veränderte Stoffwechselthätigkeit ein (I, p. 514). — Möglicherweise wird aber bei anderen Pflanzen die Ruhepause gerade durch einen vorübergehenden Aufenthalt in höherer Temperatur abgekürzt[5]).

---

1) W. Johannsen, Bot. Centralbl. 1898, Bd. 68, p. 337; Das Aetherverfahren beim Frühtreiben 1900.

2) Vgl. auch Jost, Bot. Ztg. 1891, p. 605; Lutz, Beitr. z. wiss. Botanik von Fünfstück, 1895, Bd. I, p. 78.

3) Th. A. Knight 1801. Uebers. in Treviranus, Beiträge zur Pflanzenphysiol. 1811, p. 112.

4) H. Müller-Thurgau, Landwirth. Jahrb. 1882, Bd. 11, p. 816; 1885, Bd. 14, p. 903. — Nach J. Eriksson (Centralbl. f. Bacteriol. II. Abth., 1895, Bd. I, p. 557) wird durch die Kälte auch die Keimfähigkeit der Sporen gewisser Aecidiomyceten gefördert.

5) Vgl. Wiesner, Biolog. d. Pflanzen 1889, p. 47.

Wasserverlust. Durch das Austrocknen wird nach A. Braun[1]) die Fortentwickelung der Ruhezustände von Chlamidomonas, nach Klebs[2]) die der Zygoten von Chlorogonium sehr befördert, und dasselbe ist nach Fr. Müller[3]) bei den Samen von Eichhornia und Heteranthera der Fall. Ferner scheint ein transitorisches Anwelken das Austreiben der Zwiebeln von Hyacinthus, Tulipa, der Knollen von Crocus u. s. w. zu beschleunigen. Im näheren ist aber noch nicht genügend ermittelt, in wie weit es zur Erzielung der maximalen Wirkung auf den Grad und auf die Dauer des Austrocknens ankommt[4]) und ob in bestimmten Fällen das Austrocknen für die Anregung der Wachsthumsthätigkeit unerlässlich ist, wie es A. Braun für Chlamidomonas, Fr. Müller für die genannten Samen angeben.

Wie schon aus dem Vorstehenden zu ersehen ist, wird die Präcisirung der maassgebenden Factoren dadurch sehr erschwert, dass der physiologische Erfolg nicht nur von den augenblicklichen Aussenbedingungen, sondern auch von den vorausgegangenen Einflüssen, d. h. von dem durch diese geschaffenen Zustand (Stimmung) des Organismus abhängt. Die Induction kann zudem eine gewisse Zeit anhalten und unter Umständen sogar eine allmählich ausklingende Nachwirkung in den folgenden Generationen hervorrufen. Etwas Derartiges ist für die Cerealien und für einige andere Pflanzen bekannt, die, wenn sie aus demselben Samenmaterial erzogen werden, die Entwickelung von der Keimung bis zur Fruchtreife unter dem Einfluss eines nordischen Klimas in einer geringeren Zahl von Tagen durchlaufen, als in einem südlichen Klima. Wird dann der Samen der im Norden accommodirten Pflanze in einer südlicheren (wärmeren) Gegend ausgesät, so wird die Entwickelung im ersten Jahre schneller vollendet, bei fortgesetzter Cultur nimmt aber die Pflanze im Verlauf von 2—4 Jahren die der neuen Heimath entsprechende verlängerte Entwickelungszeit an. Ebenso bedarf es einiger Zeit, bis sich die aus dem Süden nach dem Norden übertragene Pflanze dem verkürzten Rhythmus accommodirt[5]).

Ist auch anzunehmen, dass analoge Verhältnisse vielfach obwalten, so muss doch die nähere Aufklärung der gesammten Frage weiteren kritischen Studien überlassen werden. Vielleicht liegt ein Fall von Nachwirkung in den Beobachtungen Cieslar's[6]) vor, nach denen bei einem vergleichenden Versuch zunächst diejenigen Keimpflanzen der Fichte und Lärche langsamer wuchsen, welche aus Samen hervorgingen, die an einem kühleren Standort (im Norden oder im

---

1) A. Braun, Betracht. über die Erscheinung d. Verjüngung in der Natur 1850, p. 228.

2) Klebs, Unters. a. d. Botan. Institut zu Tübingen 1883, Bd. I, p. 340. Vgl. G. Schröder, ebenda 1886, Bd. II, p. 24.

3) Fr. Müller, Biolog. Centralbl. 1886, Bd. 6, p. 299. Vgl. auch Batalin, Bot. Centralbl. 1889, Bd. 28, p. 706.

4) Einige diesbezügliche Beobachtungen bei Schröder, l. c.

5) Von Lit. nenne ich u. a. Linsser, Unters. ü. die period. Erscheinungen der Pflanzen, Mém. d. l'Acad. d. St. Pétersbourg 1867, VII. sér., Bd. 11 und 1869, VII. sér., Bd. 13; Schübler, Die Pflanzenwelt Norwegens 1873—75; Botan. Centralbl. 1886, Bd. 28, p. 205; Nobbe, Samenkunde 1876, p. 238; Wittmack, Landwirth. Jahrb. 1876, Bd. 5, p. 613; 1877, Bd. 6, p. 999; Schimper, Pflanzengeographie 1898, p. 55.

6) Cieslar, Botan. Jahresb. 1895, p. 32.

Hochgebirge) gereift waren. Andererseits sollen nach Kienitz[1]) unter gleichen Aussenbedingungen die Samen der an einem kühleren Standort stehenden Individuen einer Baumart schneller keimen. Uebrigens handelt es sich in allen diesen und ähnlichen Vorgängen um einen Specialfall der Accommodation und der Nachwirkung, die vielfach und unter verschiedenen Umständen zu Stande kommen. Es ist auch bereits der Accommodation an Temperatur und an andere klimatische Factoren gedacht, durch die u. a. ein weiteres Hinausschieben des Temperaturminimums und Temperaturmaximums erreichbar ist (II, § 22, 56). Ebenso ist schon hervorgehoben, dass eine Nachwirkung des inducirten Zustandes nach sehr verschiedenartigen Reactionen zu Stande kommt, aber nicht in jedem Falle eintreten muss (II, p. 245).

Da die Pflanze je nach dem Entwickelungsstadium und der anderweitig inducirten Stimmung verschieden reagirt, da ferner bei differenten Arten ein ähnlicher Erfolg durch verschiedene Bedingungen verursacht werden kann, so lassen sich aus den Beobachtungen im Freien die maassgebenden Bedingungen öfters selbst dann nicht befriedigend ableiten, wenn der Gang und der Wechsel der klimatischen Factoren in den Hauptzügen bekannt ist. So ist auch noch nicht entschieden, ob etwa die Abkürzung der Vegetationsperiode des Getreides im Norden durch die verlängerte Tagesbeleuchtung, durch andere Factoren oder durch einen bestimmten Verlauf und Wechsel der Bedingungen veranlasst wird. Eine Entscheidung liegt auch nicht für diejenigen Pflanzen vor, die, wie Gentiana campestris, Parnassia palustris, Calluna vulgaris u. a. in den Hochalpen ihren sommerlichen Entwickelungscyclus schneller durchlaufen und zeitiger blühen, als in den benachbarten tiefgelegenen Standorten[2]). Wenn man auch in diesem Falle sagen kann, dass die hauptsächliche Ursache des differenten Verhaltens nicht in den wenig verschiedenen Beleuchtungsverhältnissen liegen kann, so ist doch nicht einmal aufgeklärt, ob die Bedingungen für die Abkürzung der Sommerperiode schon während der verlängerten Winterruhe vorbereitet werden oder erst während der Entwickelung durch die Constellation der äusseren Factoren zu Stande kommen. Jedenfalls müssen diese Factoren immer ermittelt werden, wenn auch, wie es wenigstens zum Theil der Fall zu sein scheint, correlative Wirkungen eine Rolle spielen, indem z. B. die aitiogene Entwickelungshemmung der vegetativen Organe die Bildung der Fortpflanzungsorgane beschleunigt (II, p. 249).

Innerhalb der aitiogenen oder der zeitlich regulirten autogenen Periodicität hängt die Ausgiebigkeit der Entwickelung wiederum von den Aussenbedingungen ab, und nicht selten werden erst durch einen bestimmt gerichteten Wechsel der Aussenverhältnisse die Bedingungen für das optimale Gedeihen (das ökologische Optimum) hergestellt (II, p. 79, 92). So ist, um ein Beispiel anzuführen, aus

---

1) Kienitz, Botan. Unters. von N. J. C. Müller 1879, Bd. 2, p. 11.

2) Vgl. z. B. Sendtner, Flora 1851, p. 256. — Vermuthlich wird auch an solchen Pflanzen bei dem Versetzen in Tieflagen eine Nachwirkung eintreten. — Eine Verfrühung (oder Verspätung) des Blühens kann aber auch ohne eine Abkürzung der Entwickelungszeit erzielt werden, wenn durch die entsprechende Verschiebung der klimatischen Factoren die grosse Periode zeitlich verlegt wird (II, p. 261). Auf einer solchen Verschiebung dürfte es wenigstens in gewissen Fällen beruhen, dass Pflanzen mit autogener Winterruhe, die in diesem Jahre frühzeitig zum Blühen gebracht werden, im nächsten Jahre das Bestreben haben, sich frühzeitiger zu entwickeln (vgl. z. B. Bouche, Bot. Ztg. 1873, p. 613).

den Erfahrungen über Frühtreiberei bekannt, dass die günstigsten Resultate erzielt werden, wenn mit der fortschreitenden Entwickelung (so wie es auch in der Natur im Frühjahr der Fall ist) die Temperatur allmählich gesteigert wird[1]). Uebrigens müssen diejenigen Pflanzen, denen ein tief liegendes Temperaturmaximum zukommt, im Sommer in einen Ruhezustand verfallen (II, p. 90). Ob dieser z. B. bei Ficaria (wie es wahrscheinlich ist) durch die Regulation einer autogenen Periodicität, bei Ulothrix zonata und Hydrurus aber nur durch die hemmende Wirkung der höheren Temperatur zu Stande kommt, ist noch nicht festgestellt.

Temperatursummen. Bei richtiger und allseitiger Würdigung der Beziehungen zwischen der physiologischen Thätigkeit und den Aussenbedingungen ist es selbstverständlich, dass sogar dann, wenn alle übrigen Factoren constant bleiben, das Verhältniss zwischen der Temperatur und der Entwickelungsthätigkeit des Organismus nicht durch eine einfache Formel ausgedrückt werden kann. Das ist natürlich erst recht nicht möglich, wenn, wie es in der Natur immer der Fall ist, durch den gleichzeitigen Wechsel anderer Factoren die Thätigkeit und die Reactionsfähigkeit (Stimmung) des Organismus in mannigfacher und sehr verwickelter Weise modificirt werden. Desshalb kann auch zwischen der in irgend einer Weise aus den Thermometerangaben abgeleiteten Temperatursumme und der Entwickelungszeit einer Pflanze kein constantes Verhältniss bestehen. Ein solches wird natürlich annähernd dann herauskommen, wenn der Verlauf der klimatischen Factoren sich alljährlich in einem ähnlichen Rhythmus abspielt. Wird aber z. B. die Vegetationsthätigkeit ausnahmsweise durch eine lange Trockenperiode lahm gelegt, so muss auch die Temperatursumme anders ausfallen. Wie nicht anders zu erwarten, ergiebt sich denn auch bei Vergleich von Gegenden mit verschiedenartigem Klima für dieselbe Pflanze eine ungleiche Temperatursumme. Auch folgt schon aus der Thatsache, dass bei uns die verschiedenen Pflanzenarten in den aufeinanderfolgenden Jahren nicht immer in derselben Reihenfolge aufblühen, dass die Temperatursumme eine variable Grösse ist. Da derzeit über diese Sachlage in wissenschaftlichen Kreisen kein Zweifel besteht, so kann ich hier einfach auf die einschlägige Literatur verweisen, in welcher auch der Werth und die wahre Bedeutung der phänologischen Beobachtungen gewürdigt ist[2]).

§ 61. Das Zustandekommen der Jahresperiode.

Bei der Aufklärung der jährlichen Periodicität ist zunächst mit der autogenen Ruhephase als mit einer gegebenen Eigenschaft zu rechnen. Damit ist aber die Frage offen gelassen, ob es sich um eine invariable, erbliche Qualität handelt, oder ob die (relative) Ruhezeit in der Curve der Entwickelungsperiode, z. B. durch continuirliche Cultur unter constanten Aussenbedingungen oder durch gewisse transitorische Einwirkungen gekürzt oder aufgehoben werden kann.

Dass die hier in Frage kommende autogene Ruheperiode zu den Eigenschaften zählt, welche eine gewisse Verschiebung zulassen, geht schon aus den

1) Vgl. Schimper, Pflanzengeographie 1898, p. 469; Kerner, Pflanzenleben 1887, I. Aufl., Bd. I, p. 525; Müller-Thurgau, Landwirth. Jahrb. 1885, Bd. 14, p. 903.

2) Siehe z. B. Drude, Handb. der Pflanzengeographie 1890, p. 39; Grisebach, Vegetation d. Erde 1872, Bd. I, p. 227; Köppen, Wärme u. Pflanzenwachsthum 1870, p. 54; Sachs, Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 370.

in II, § 59 u. 60 mitgetheilten Thatsachen hervor. Denn wir haben nicht nur gehört, dass die Ruhezeit durch die vorausgegangenen Einwirkungen gekürzt werden kann, sondern dass es auch Culturrassen giebt, in welchen die Ruhe (unter gleichen Aussenbedingungen) nicht so lange anhält, als bei den Stammeltern (II, p. 261). Nach Volkens (II, p. 262 Anm. 1) soll sogar in der Knolle der am Kilimandscharo gebauten Kartoffel die inhärente Ruhezeit geschwunden sein, und es ist wohl möglich, dass insbesondere bei dem näheren Studium der niederen Organismen analoge Verhältnisse aufgedeckt und erzielt werden.

Nach den vorliegenden Erfahrungen kommt aber auch in unseren Holzpflanzen bei fortgesetzter Cultur in einem möglichst gleichmässigen Klima mit der Zeit eine gewisse Verschiebung und eine partielle Aufhebung der autogenen Ruhephase zu Stande. Denn in dem stets feuchten und kühlen Klima des Hochgebirges in Westjava, in dem botanischen Garten zu Tjibodas, sind Quercus pedunculata, Pyrus malus und communis, Liriodendron tulipifera, Amygdalus communis und verschiedene andere laubabwerfende Bäume der temperirten Zone dadurch immergrün geworden, dass die Knospen nicht gleichzeitig, sondern zu verschiedenen Zeiten austreiben, so dass dasselbe Individuum zu gleicher Zeit frühjährliche, sommerliche, herbstliche und winterliche Sprosse trägt[1]). Wenn nun auch die grosse Periode der einzelnen Knospe die übliche Rhythmik einhält, so ist doch die generelle und simultane Ruhezeit der Wachsthumsthätigkeit aufgegeben, die diese Bäume in ihrer Heimath einhielten und die sie in Tjibodas erst im Laufe der Jahre verloren. Da aber das Wurzelsystem bei continuirlicher Wachsthums- und Functionsthätigkeit in dem Sprosssystem während des ganzen Jahres in ähnlicher Weise in Anspruch genommen ist, so wird vermuthlich in dem Wurzelsystem (das auch bei uns nur kurze Zeit das Wachsthum einstellt II, p. 262) eine bestimmte jährliche Wachsthumsperiodicität nicht mehr eingehalten werden. Eine endgiltige Entscheidung müssen empirische Untersuchungen bringen, die leider auch noch nicht in Bezug auf die Periodicität des Dickenwachsthums im Stamme angestellt sind. Weil dieses aber in unserem Klima in inniger Correlation und Abhängigkeit zur Bildung und zur Entwickelung des Sprosssystems steht (II, § 45), so ist mit einiger Wahrscheinlichkeit zu erwarten, dass in den immergrün gewordenen und in jeder Jahreszeit sprossenden Holzgewächsen, wenigstens in dem Hauptstamm, eine bestimmte jährliche Periodicität des Dickenwachsthums aufgehört hat.

In analoger Weise dürfte wohl auch erzielt sein, dass die Rebe bei Cumana (Venezuela)[2]) und bei Chartum (Centralafrika)[3]) das ganze Jahr Blüthen und Früchte trägt, dass die Kirsche auf Ceylon[4]) zu einem immergrünen Baume

---

1) W. Schimper, Pflanzengeographie 1898, p. 266.

2) Nach A. v. Humboldt citirt bei de Candolle, Geograph. botanique 1855, Bd. I, p. 392.

3) Nach Harnier vgl. Linsser, Ueber d. period. Lebenserscheinungen 2. Abth., p. 81; Askenasy, Bot. Ztg. 1877, p. 841.

4) De Candolle, l. c. p. 391. Dass auf Java Pfirsich und Erdbeere das ganze Jahr blühend und fruchtend gefunden werden, berichtet schon Junghuhn (cit. bei Linsser, l. c.). — Ueber das Verhalten der Erdbeere und einiger anderer Pflanzen in Brasilien vgl. Fr. Müller, Botan. Jahrb. f. Systemat. u. Pflanzengeographie 1882, Bd. 2, p. 394. Dass in Ceylon der immergrün gewordene Kirschbaum, in Britisch Guiana die

wurde. Uebrigens ist noch in keinem Falle untersucht, ob bei der Aufhebung eines generellen und simultanen Wachsthumsstillstandes die Ruhezeit in der Entwickelungsperiode der einzelnen Knospe dieselbe bleibt oder verkürzt wird. Unmöglich ist es wenigstens nicht, dass bei bestimmten Pflanzen nicht nur die Ruhezeit ausfällt, sondern sogar die Bildung der Knospenschuppen unterbleibt, also eine Abkürzung der Rhythmik eingetreten ist, die durch bestimmte Eingriffe (correlative Wirkung des Entblätterns) künstlich verursacht werden kann (II, p. 168, 196).

Während die Erfahrungen auf Java u. s. w. zeigen, dass in einem genügend gleichförmigen Klima die generelle und simultane Ruhezeit aufhören kann, lehrt das Fortbestehen dieser in Madeira, dass ein jährlicher Rhythmus der Temperaturcurve selbst dann zur Erzielung der nöthigen Regulation ausreicht, wenn die Temperatur im kühlsten Monat kein Hinderniss für die Realisirung des angestrebten Wachsthums ist (II, p. 260). Dasselbe geht aus den Beobachtungen K. Reiche's[1]) im subtropischen Klima Chiles hervor, aus welchen, ebenso wie aus den Erfahrungen auf Madeira, ersichtlich ist, dass die Regulation bei manchen Pflanzenarten leichter gelingt, als bei anderen. Denn nur so ist es zu verstehen, dass in diesen Ländern der Pfirsich[2]) fast zu einem immergrünen Baume geworden ist, während Eiche, Buche, Apfel u. s. w., wie schon früher (II, p. 261) erwähnt, eine lange Ruheperiode durchmachen. Ist in diesem Falle die Regulation wesentlich durch die jährliche Rhythmik der Wärmeverhältnisse verursacht, so wird vermuthlich eine analoge Regulation durch die Rhythmik anderer Factoren, in einem genügend constant temperirten Klima, also z. B. durch die Trockenperiode, veranlasst werden können[3]).

Trotz der noch lückenhaften Kenntnisse lässt sich aus den Gesammterfahrungen entnehmen, dass die autogene Jahresperiodicität der in einem temperirten Klima cultivirten Pflanze aus dem Zusammengreifen der erblichen Rhythmik und der Nachwirkungen resultirt, die durch die periodische Wiederholung der aitiogenen Reactionen veranlasst werden[4]). Auf diesen Reactionen und ihren Nachwirkungen beruhen, wenigstens in concreten Fällen, das Zustandekommen der simultanen Ruhe und wahrscheinlich auch die jährliche Rhythmik des Dickenwachsthums und des Wurzelwachsthums. Dagegen kommt den Knospen eine inhärente (erbliche) Rhythmik zu, die aber vielleicht durch

---

meisten der dort cultivirten europäischen Obstbäume keine Früchte tragen (R. Schomburgk, Reisen in Britisch Guiana 1847, Bd. I, p. 45), ist wohl hauptsächlich eine Folge der zu hohen Temperatur (vgl. II, p. 92, 249). Natürlich kann auch eine Pflanze durch verlängerte Lebensdauer der Blätter immergrün werden, ohne dass die jährliche Ruhezeit aufgehoben ist. Vgl. u. a. G. Kraus, Bot. Centralbl. 1882, Bd. 9, p. 75.

1) K. Reiche, Jahrb. f. wiss. Bot. 1896, Bd. 30, p. 98.

2) Nach Hartung (vgl. Askenasy, Bot. Ztg. 1877, p. 834) blühen in Madeira die Pfirsichbäume zum Theil schon im November.

3) Vgl. Schimper, l. c. p. 267.

4) Somit hat weder Grisebach (Die Vegetation d. Erde 1872, Bd. I, p. 273, 279) recht, der in der Jahresperiodicität einen rein erblichen Vorgang sieht, noch Askenasy (Bot. Ztg. 1877, p. 840), der die Jahresperiode nur durch die Aussenverhältnisse zu Stande kommen lässt. Vgl. Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 42 Anmerkung.

Combination mit der Nachwirkung der aitiogenen Regulation zeitlich verlängert (oder verkürzt) wird.

Die Existenz der Nachwirkungen folgt daraus, dass ein Baum nach dem Versetzen aus der temperirten Zone in das gleichmässige Klima Javas erst im Verlauf der Jahre immergrün wird, also nur allmählich die zuvor inducirte und nachwirkende (simultane) Rhythmik aufgiebt[1]). Wird dann der Baum in die temperirte Zone zurückversetzt, so wird voraussichtlich die alte Rhythmik nur allmählich in ihrem vollen Umfange (also incl. der Nachwirkung) wieder hergestellt. Uebrigens kommt die Nachwirkung auch darin zum Ausdruck, dass ein Baum nach der Verpflanzung aus der südlichen in die nördliche Hemisphäre den bisherigen Verlauf der Jahresperiodicität beizubehalten sucht, sich also mit einem gewissen Widerstreben an die Verschiebung von Winter und Sommer accommodirt (II, p. 261).

Wenn somit die durch den Wechsel der Aussenbedingungen erzielten Reactionen und die von diesen abhängigen Nachwirkungen einen mehr oder minder hervorragenden Antheil an dem Zustandekommen der jährlichen Periodicität haben, so ist andererseits der Ursprung derjenigen Rhythmik, die sich unter constanten Aussenbedingungen dauernd erhält, ebenso unbekannt, wie der Ursprung eines anderen Abschnittes der specifischen (erblichen) Entwickelungsperiode. Mag man zunächst geneigt sein, die Entstehung dieser Ruhezeit auf eine erbliche Fixirung der Wachsthumshemmung zurückzuführen, die seit undenklichen Zeiten in jedem Winter durch die Aussenverhältnisse bewirkt wurde, so sprechen doch andere Erwägungen gegen eine solche Auffassung. Denn einmal sind, trotz der stetigen Wiederholung der Reaction, selbst diejenigen rhythmischen Vorgänge nicht erblich fixirt, die mit einer Nachwirkung ausklingen[2]), und weiter ist vielen Pflanzen der gemässigten Zone keine autogene Winterruhe beigebracht worden. Ferner führen viele Pflanzen eines gleichmässigen Klimas eine ähnliche Jahresrhythmik aus, wie es Eiche, Birne und andere Pflanzen thun, nachdem sie in Java immergrün geworden sind. Neben diesen immergrünen, also zu jeder Zeit treibenden Gewächsen giebt es aber in Java u. s. w. auch solche, die zeitweise die Gesammtheit ihrer Blätter abwerfen und sich nach einiger Zeit von neuem belauben[3]). Da dieser Blattwechsel von den neben einander stehenden Individuen zu verschiedener Zeit ausgeführt wird, so ist damit erwiesen, dass diese Rhythmik nicht durch den Wechsel der Aussenbedingungen, sondern durch das selbstregulatorische Walten veranlasst wird, durch das in diesem Falle (im Gegensatz zu einer Holzpflanze, deren Zweige sich ungleichzeitig belauben) ein einheitliches Verhalten aller Zweige und Knospen eines Baumes erzielt wird.

Innere Ursachen. — In allen Fällen, in welchen im Verlauf der Entwickelungsperiode zeitweise eine Hemmung oder Förderung der Wachsthumsthätigkeit eintritt, ist natürlich nach den Mitteln und Wegen zu fragen, mit deren Hilfe und Ausnutzung die selbstregulatorisch arbeitende Pflanze ihr Ziel erreicht. Leider ist eine klare Einsicht weder in Bezug auf die jährliche Periodicität, noch in Bezug auf anderweitige relative Ruhephasen gewonnen,

1) W. Schimper, Pflanzengeographie 1898, p. 266.
2) Ueber das analoge Verhalten der Jahresperiode vgl. II, § 58.
3) W. Schimper, l. c. p. 264.

die sich im Verlaufe der Ontogenese einstellen. Aus den allgemeinen Erörterungen über dieses Thema (II, § 46, 52, 53), auf die hier zu verweisen ist, geht indess hervor, dass die Pflanze auch in diesem Falle mit verschiedenen Mitteln und Combinationen arbeitet. Wie früher (l. c. p. 223) hervorgehoben ist, spielen aber offenbar chemische Einflüsse eine grosse Rolle. Es ist also anzunehmen, dass auch in der autogenen Jahresperiodicität die Bildung und die Beseitigung von Stoffwechselproducten zur Regulation der Wachsthumsbefähigung nutzbar gemacht wird, und dass überhaupt durch die Stoffwechselthätigkeit in verschiedener Weise, direct oder indirect, die Hemmung des Wachsthums, sowie die Aufhebung der Hemmung, d. h. die Förderung des Wachsthums veranlasst wird. Thatsächlich ist ohne Stoffwechselthätigkeit keine vitale Thätigkeit, also auch keine Selbstregulation und keine Veränderung der Constellationen möglich.

Wie früher (II, Kap. VI und VII) gezeigt ist, kann die Wachsthumsfähigkeit der Zelle und der Organe sowohl durch äussere, als durch innere Reize modificirt und somit auch derartig herabgesetzt werden, dass das Wachsthum zeitweise oder dauernd verlangsamt ist oder still steht, obgleich die besten Ernährungsbedingungen vorhanden sind. Durch eine derartige interne (selbstregulatorische) Modification der Wachsthumsfähigkeit, nicht aber durch den Mangel an geeigneter Nahrung, wird auch der Verlauf der autogenen jährlichen Wachsthumsperiodicität und der Eintritt der Ruhephase in dieser regulirt. Denn dass den ruhenden Zellen eine genügende Menge von Nahrung zur Verfügung steht, ergeben nicht nur der Augenschein, sondern auch die Wundreactionen, die zeigen, dass eine von der Zelle angestrebte intensive Athmungs- und Wachsthumsthätigkeit (Callusbildung etc.) ausführbar sind (II, p. 265). Ferner lehren diejenigen Reactionen, die in vielen Pflanzen bei Erwärmung und Abkühlung eintreten, dass während der ganzen Ruhezeit in Knospen, Zweigen, Rhizomen u. s. w. die Fähigkeit vorhanden ist, aus Stärke Zucker zu bilden und aus diesem die Stärke zu regeneriren (I, p. 514, 619). Es ist also eine Verkennung der Sachlage, wenn H. Müller-Thurgau[1]) und Sachs[2]) annehmen, die Winterruhe werde nicht durch die Modification der Wachsthumsbefähigung, sondern direct durch den Mangel an verwendbarer Nahrung (also durch einen Hungerzustand, nicht durch eine Reizwirkung der Nahrung) bewirkt (vgl. II, p. 202). Denn auf das kommt es hinaus, wenn Sachs die Aufhebung der Winterruhe durch die allmähliche Production von Enzymen und die durch diese bewirkte Schaffung von verwendbarer Nahrung zu Stande kommen lässt und wenn nach Müller-Thurgau das Erwachen der ruhenden Kartoffelknolle durch die Entstehung von Zucker verursacht sein soll. Bei der untrennbaren Verkettung von Wachsthum und Stoffwechsel (I, § 1; II, § 1) ist naturgemäss mit der Wiederaufnahme der Wachsthumsthätigkeit, gleichviel wie diese veranlasst wird, eine Steigerung der Stoffwechselthätigkeit zu erwarten. Durch die Steigerung der Stoffwechselthätigkeit wird aber, wie die erwähnten Wundreactionen lehren, nicht nothwendig die Aufhebung der Wachsthumsruhe bewirkt. In wie weit etwa in der Regulation der Jahresperiode die Reizwirkung durch Nährstoffe oder besondere Stoffe eine Rolle spielt, ist zur Zeit nicht zu sagen.

Jahresringe. Ebensowenig wie die Ursachen, durch welche selbstregulatorisch Hemmung und Beschleunigung erzielt werden, sind uns die Mittel

1) H. Müller-Thurgau, Landwirthsch. Jahrbüch. 1885, Bd. 14, p. 881.
2) J. Sachs, Vorlesung. über Pflanzenphysiolog. 1887, II. Aufl., p. 347.

bekannt, durch welche die formative Thätigkeit und der Wechsel dieser im Verlauf der Ontogenese regulirt werden (II, Kap. VII). Zu diesen formativen Vorgängen zählt auch die anatomische Differencirung und somit als ein Specialfall die Veränderung der anatomischen Ausgestaltung, die sich alljährlich während des Verlaufes des Dickenwachsthums in dem Jahresringe des Stammes u. s. w. vollzieht und durch welche die bekannte anatomische Verschiedenheit von Früh-, Folge- und Spätholz geschaffen wird[1]).

Diese Veränderung der Bildungsthätigkeit innerhalb des Jahreszuwachses steht, wie auch die Periodicität des Dickenwachsthums (II, p. 270), in innigster Beziehung und Abhängigkeit zu der Gesammtthätigkeit, also zu der Modification der Wachsthums- und Bildungsthätigkeit und der übrigen Functionen im Verlaufe der Entwickelungsperiode. Das folgt schon aus der wiederholt berührten correlativen Verkettung, und wird ferner anschaulich dadurch demonstrirt, dass die Bildung des Frühholzes nochmals beginnt, dass also mehr oder weniger deutlich ein zweiter Jahresring entsteht, wenn durch das Entblättern eines Baumes im Frühjahr neue Bedingungen geschaffen werden und eine nochmalige Belaubung veranlasst wird (vgl. II, p. 196)[2]). Somit wird die sich jährlich wiederholende Aenderung im Bau des Jahresringes wesentlich durch die correlativen (functionellen) Wechselwirkungen, also durch einen Complex von Factoren regulirt, den wir zur Zeit nicht exact zu zergliedern vermögen. Ohnehin ist eine befriedigende Lösung des Problems erst dann zu erhoffen, wenn die Ursachen aufgeklärt sind, durch welche in der Pflanze die specifische Gewebedifferencirung, und also auch veranlasst wird, dass von den äquipotentiellen Meristemzellen, je nach der Lage und der Inanspruchnahme, die eine sich z. B. zu einer Holzfaser entwickelt, die andere zur Bildung einer Trachee verwandt wird (II, Kap. VIII).

Auf Grund dieser Erwägungen lässt sich also voraussagen, dass keine der zahlreichen Theorien richtig sein kann, in welchen ein Erfolg, der sich als das Resultat verwickelter und veränderlicher Verhältnisse ergiebt, auf einen einzelnen Factor geschoben wird. Ich beschränke mich desshalb auf eine kurze Andeutung des Wesens dieser unzureichenden Theorien[3]). Auch sei nur beiläufig erwähnt, dass bei der Interpretation der Experimente öfters vergessen wurde, dass ein formal ähnlicher Erfolg auf verschiedene Weise zu Stande kommen kann, dass

---

1) Anatomisches bei de Bary, Anatom. 1877, p. 490, 515; Haberlandt, Physiol. Anatom. II. Aufl., 1896, p. 513.

2) de Bary, l. c. p. 529; Kny, Verhandlg. d. bot. Vereins der Provinz Brandenburg 1879; Jost, Bot. Ztg. 1893, p. 115; M. Büsgen, Waldbäume 1897, p. 93. — Gewisse anatomische Differenzen in den Zuwachsschichten treten vielfach auch in tropischen Bäumen auf, wenn sich in der Entwickelungsperiode eine Ruhezeit oder eine Veränderung der Gesammtthätigkeit einstellt. — Eine Art von Jahresringbildung ist u. a. auch bei einigen in die Dicke wachsenden Rhodophyceen zu finden. Jönsson, Beiträge z. Kenntniss d. Dickenwachsthums der Rhodophyceen 1891, p. 31 (Sep. aus Lunds Univ. Årsskr. Bd. 27) u. die hier cit. Lit.

3) Die Literatur findet sich zusammengestellt bei Fr. Schwarz, Physiol. Unters. über Dickenwachsthum und Holzqualität von Pinus sylvestris 1899, p. 235; L. Montemartini, Accrescimento delle piante 1897, p. 17 (Sep. aus Atti d'istituto botanico d. Pavia). — Auf Einzelheiten, wie z. B. auf die Excentricität der Jahresringe und die verschiedenen Ursachen, durch welche diese entsteht, gehe ich nicht ein. Vgl. z. B. Fr. Schwarz, l. c. p. 161; R. Hartig, Centralbl. f. d. gesammte Forstwesen 1899, Heft 7.

also aus der Verkleinerung der Zellen bei Wassermangel, Nahrungsmangel, mechanischem Widerstand u. s. w. nicht zu entnehmen ist, durch welche Combination von Factoren die Abnahme des Durchmessers der Spätzellen (Herbstholzzellen) im Baume verursacht wird.

Die Ansicht von Sachs[1]) und de Vries[2]), nach der die Abnahme des radialen Durchmessers der Herbstholzzellen rein mechanisch durch die allmähliche Steigerung des Rindendruckes bewirkt werden soll, wird dadurch hinfällig, dass, wie Krabbe[3]) zeigte, die vorausgesetzte Steigerung des Rindendruckes nicht existirt. Zudem müsste der reale Rindendruck sehr ansehnlich erhöht werden, wenn er eine nennenswerthe Hemmung des Dickenwachsthums erzielen soll (II, § 35, 18). Ferner ist die neuerdings von Fr. Schwarz[4]) vertretene Annahme nicht erwiesen, dass der Uebergang von der Frühholz- zu der Spätholzbildung vornehmlich durch Reizwirkungen veranlasst wird, die von dem Rindendruck und überhaupt von der mechanischen Inanspruchnahme ausgelöst werden. Da aber diese Factoren constant sind oder sich doch nicht in einem bestimmten Rhythmus ändern, so sieht sich ohnehin Fr. Schwarz veranlasst, andere Factoren mit in Betracht zu ziehen und die Hilfshypothese aufzustellen, dass sich in der Pflanze das Reactionsvermögen im Verlaufe der sommerlichen Vegetationszeit ändere.

R. Hartig[5]), sowie A. Wieler[6]) sehen in dem Uebergang von Früh- zu Spätholz den Erfolg der veränderten Ernährungsverhältnisse. Nach Hartig kommt aber das Spätholz, nach Wieler gerade das Frühholz durch die bessere Ernährung zu Stande. Beide Autoren zogen bereits auch den wechselnden Wassergehalt des Stammes (I, § 40) in Betracht, der nach Lutz[7]) die entscheidende Ursache für den Wechsel von Früh- und Spätholz sein soll. Ferner sucht Russow[8]) die ansehnlichere Vergrösserung des Durchmessers der Frühholzzellen durch die Annahme einer höheren Turgorspannung zu erklären, die aber nach Wieler[9]) im Frühjahr thatsächlich nicht höher ist als im Herbst.

Auch für die Ansichten von G. Haberlandt[10]), Strasburger[11]), R. Hartig[12]), die differente Ausgestaltung von Früh- und Spätholz werde durch die Wasserbewegung (den Transpirationsstrom) veranlasst und regulirt, sind keine beweisenden Argumente beigebracht. Offenbar kommt aber diesem Factor nur eine accessorische Bedeutung zu, da die Anlage und Differencirung der Gefässbündel durch die Wasserbewegung nicht verursacht, wohl aber durch die Inanspruchnahme gefördert wird (II, § 34).

---

1) J. Sachs, Lehrb. d. Botanik I. Aufl., 1868, p. 409.

2) H. de Vries, Flora 1872, p. 241; 1875, p. 97; 1876, p. 2; De l'influence d. l. pression s. l. structure d. couches ligneuses 1876.

3) G. Krabbe, Sitzungsb. d. Berlin. Akadem. 1882, p. 1125; Wachsthum d. Verdickungsringes u. der jungen Holzzellen 1884, p. 57, 69 (Sep. a. Abhandlg. der Berliner Akadem.).

4) Fr. Schwarz, l. c. p. 365.

5) R. Hartig, Unters. a. d. forstbotan. Institut zu München 1880, I, p. 148; Holz d. Nadelbäume 1885, p. 34, 103.

6) A. Wieler, Jahrb. f. wiss. Bot. 1887, Bd. 18, p. 129; Tharander Forstl. Jahrb. 1892, Bd. 42, p. 216; 1897, Bd. 47, p. 172.

7) K. G. Lutz, Beitr. z. wiss. Bot. von Fünfstück 1895, Bd. I, p. 80. Auf das Unzureichende dieser Erklärung wurde hingewiesen von Jost, Bot. Ztg. 1893, p. 118.

8) Russow, Sitzungsb. d. Dorpater naturforsch. Gesellschaft 1881, p. 41.

9) Wieler, Jahrb. f. wiss. Bot. 1887, Bd. 18, p. 80.

10) G. Haberlandt, Physiolog. Anatom. I. Aufl., 1884, p. 371; Ber. d. Bot. Ges. 1895, p. 337.

11) E. Strasburger, Bau u. Verrichtung d. Leitungsbahnen 1891, p. 949.

12) R. Hartig, Forstl. naturw. Zeitschrift 1894, III, p. 174.

§ 62. Das Abstossen der Blätter und anderer Organe.

Es gehört zu den Aufgaben der Pflanze, im Verlaufe ihres Entwickelungsganges einzelne Theile im lebenden Zustand oder erst nach dem Absterben abzustossen. Im lebenden Zustand werden u. a. Samen, Sporen, überhaupt alle diejenigen Organe abgetrennt, die als Vermehrungsmittel oder zu Functionen dienen, die an das Leben gekettet sind[1]). Das ist z. B. bei dem Blüthenstaub, den Samenfäden u. s. w. der Fall, und bei Vallisneria wird sogar zur Ermöglichung der Befruchtung die männliche Blüthe losgelöst und hierdurch das Aufsteigen nach der Oberfläche des Wassers verursacht. Aber auch Organe, die ihre Rolle im Dienste des Lebens ausgespielt haben, werden vielfach noch lebend oder vor dem völligen Absterben abgestossen. So ist es bei den Laubblättern vieler Holzpflanzen, gleichviel ob jene schon im ersten Jahre oder nach mehrjähriger Dauer abfallen. Auch die Blumenblätter, die Staubfäden, die nicht befruchteten Blüthen sind nicht selten noch turgescent, wenn sie sich von der Mutterpflanze ablösen[2]).

Damit ein Organ, das anfangs fest mit der Mutterpflanze verbunden ist, sich späterhin an einer bestimmten Stelle trennt und durch das eigene Gewicht oder durch einen geringen äusseren Anstoss abfällt, muss nothwendigerweise die Pflanze selbstthätig die Bedingungen für die Separirung schaffen und vorbereiten. So kommt es, dass ein junges Blatt, ein unreifer Apfel u. s. w. eine sehr ansehnliche Last tragen und dass der zum Abreissen hinreichende Zug in dem reifenden Apfel und in dem alternden Blatte allmählich abnimmt. Durch die Lockerung des Gewebeverbandes wird auch erreicht, dass sich Gewebespannungen endlich ausgleichen, dass also z. B. die Kapseln von Impatiens u. s. w. mit einer Schnellbewegung aufspringen (II, Kap. XII). Das geschieht indess nicht bei Tödtung der unreifen Frucht von Impatiens, und ebensowenig fallen die jugendlichen Blätter ab, wenn sie z. B. durch das schnelle Welken und Austrocknen eines abgeschnittenen Zweiges getödtet werden. Allerdings werden auch die Blätter u. s. w., die vor der physiologischen Vorbereitung des Abfallens absterben, allmählich durch Wind und andere mechanische Eingriffe abgerissen. Auf diese Weise werden bekanntlich auch dürre Zweige entfernt, jedoch wird in bestimmten Fällen durch actives Abstossen von

---

1) Hierher gehört auch die Trennung der Zellen bei Bacterien und anderen Asomatophyten.

2) Literatur: Mohl, Bot. Ztg. 1860, p. 1, 273; Hofmeister, Allgem. Morphol. 1868, p. 551; Wiesner, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1871, Bd. 64, Abth. I, p. 465; Biologie 1889, p. 67; R. v. Höhnel, Ueber d. Ablösungsvorgang d. Zweige einiger Holzgewächse 1878 (Sep. a. Mitth. d. forstlich. Versuchswesen in Oesterreich); Bretfeld, Jahrb. f. wiss. Bot. 1880, Bd. 12, p. 133; C. Reiche, Jahrb. f. wiss. Bot. 1885, Bd. 16, p. 684 (Blüthen); H. Molisch, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1886, Bd. 96, I, p. 148; M. Dahmen, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 23, p. 476 (Samen); M. Büsgen, Bau und Leben unserer Waldbäume 1897, p. 19, 148; E. Fouilloy, Rev. général. d. Botan. 1899, Bd. 11, p. 304 (Blätter). — Ueber Laubwechsel bei Meeresalgen vgl. z. B. Schimper, Pflanzengeographie 1898, p. 835 u. die dort citirte Lit. — Ueber Stoffwanderung in abfallenden Blättern vgl. Bd. I, p. 615.

Zweigen (oder Knospen) für Lichtung des Zweigsystems (für Reinigung des Baumes) gesorgt[1]).

Die dürren Aeste, die nicht abfallenden Blätter vieler krautigen Pflanzen sind zugleich Beispiele dafür, dass nicht in allen Fällen ein Abstossen activ vorbereitet wird. Das geschieht z. B. auch nicht an dem fortwachsenden Rhizome, dessen ältere Theile absterben und durch Fäulniss und Verwesung zu Grunde gehen. Eine solche Zerstörung erfährt, wie an hohlen Bäumen zu ersehen ist, zuweilen auch das Kernholz, das normalerweise zur Festigung des Baumes conservirt wird. In diesen und anderen Fällen, in welchen abgestorbene Theile (z. B. die Tracheen) mechanische oder andere Functionen in Verbindung mit dem Lebendigen und im Dienste dieses zu vollbringen haben, ist natürlich eine active Abstossungsthätigkeit nicht zu erwarten (I, § 1).

Die partielle oder totale Trennung von Zellen wird, wie früher (II, § 13) kurz besprochen ist, im allgemeinen dadurch vorbereitet und ermöglicht, dass die Mittellamelle der Zellwand in lösliche oder quellende Producte verwandelt wird. Dieses Mittel wendet die Pflanze ebenfalls an, um das Abstossen von Blättern, Früchten, Conidien etc. zu erzielen. Das Wesen der Sache wird nicht davon berührt, dass die Vorbereitung und der Verlauf der Trennung zuweilen mit besonderen Operationen verknüpft sind. So tritt, wie seit Mohl (l. c.) bekannt ist, bei Blättern und bei manchen Früchten in den ruhenden Zellen der prädestinirten Ablösungszone eine nochmalige Wachsthums- und Vermehrungsthätigkeit ein, durch welche die Zellen geschaffen werden, in denen sich die Trennung vollzieht. Nachdem diese in den lebendigen Zellen vollbracht war, fand Mohl (l. c. p. 5) die Gefässbündel des Blattstiels von Catalpa noch unzerrissen vor. Nach Wiesner (l. c. p. 505) scheint jedoch in gewissen Fällen durch die Wachsthumsenergie eine Zerreissung des Gefässbündels in der Trennungszone bewirkt zu werden[2]). Dass eine derartige Zerreissung nicht allgemein eintritt, beweisen schon die Blätter, die, wie diejenigen mancher Individuen der Buche, Eiche etc., nach dem Absterben und Austrocknen zunächst am Baume bleiben und erst allmählich durch den Wind und andere mechanische Eingriffe abgerissen werden. Zu den mechanischen Effecten gehört auch das Gefrieren (II, § 66—68), durch das bei Robinia, Aesculus, Fraxinus und anderen Pflanzen das Abstossen derart beschleunigt wird, dass nach der ersten Frostnacht zuweilen die Gesammtheit der noch nicht abgestorbenen Blätter vom Baume fällt.

Die Einleitung der zur Abtrennung führenden vitalen Operationen ist, wie schon Mohl richtig erkannte, nicht an die Bildung einer Korkschicht gekettet, die sich zuweilen schon vor, zumeist aber erst nach der Vollendung der Trennung einstellt[3]). Dieses Verhalten bei der activen Trennung (dgl. bei Bacterien etc.) schliesst nicht aus, dass in anderen Fällen die Verkehrshemmung durch die Korkschicht benutzt wird, um bestimmte Gewebe und Organe zum Absterben zu bringen und dadurch das mechanische Abreissen und Absprengen vorzubereiten.

---

1) Büsgen, l. c. p. 19.

2) Ueber Zerreissungen durch Wachsthumsenergie vgl. II, p. 39.

3) Vgl. Mohl, Bretfeld, l. c., L. Staby, Flora 1886, p. 113. — Ueber traumatische Reactionen siehe II, § 38.

Das active Abstossen ist natürlich immer von den Aussenbedingungen abhängig und wird, wie schon Mohl erkannte, vielfach durch ungewöhnliche Verhältnisse und Inanspruchnahme beschleunigt[1]. Eine solche Beschleunigung des Blattfalls wird z. B. durch unzureichende Beleuchtung[2], aber auch durch ungenügende Wasserversorgung und durch zu hohe Temperatur herbeigeführt. Nicht selten wird aber besonders durch den plötzlichen Wechsel der Aussenbedingungen ein frühzeitiges Abwerfen der Blätter hervorgerufen, das aus naheliegenden Gründen zuerst die älteren Blätter trifft. So wird offenbar in erster Linie durch den Wechsel der Transpiration (d. h. durch veränderte Inanspruchnahme) bewirkt, dass Coleus, Impatiens sultani, Goldfussia anisophylla und manche andere Pflanzen einen Theil der Blätter abwerfen, wenn sie aus einem feuchten Gewächshaus in die trockenere Luft eines Zimmers oder aus diesem in ein Gewächshaus gebracht werden[3]. Jedoch kann ein ähnlicher Erfolg auch durch den plötzlichen Wechsel der Temperatur, der Beleuchtung u. s. w. verursacht werden. Ferner lehren die Erfahrungen an der Wurzel von Azolla, dass das Abstossen durch sehr verschiedenartige Factoren hervorgerufen wird[4]. Dass es sich in diesen Fällen um eine Reizwirkung handelt, die durch den schnellen Uebergang ausgelöst wird, geht daraus hervor, dass das Abfallen unterbleibt, wenn durch einen allmählichen Uebergang den Pflanzen ermöglicht ist, sich den veränderten Verhältnissen zu accommodiren.

Aus alledem ist zu ersehen, dass das Abstossen sowohl durch eine dauernde, als auch durch eine transitorische, ungewöhnliche Inanspruchnahme (functionelle Störung) veranlasst werden kann. Desshalb ist es verständlich, dass das Abfallen (und Absterben) von Blättern auch bei Entziehung der Kohlensäure (II, p. 115), überhaupt bei Verhinderung der normalen functionellen Thätigkeit zu Stande kommt. Hierdurch wird in Verbindung mit den correlativen Beziehungen u. a. auch das Abfallen der unbefruchteten Blüthen, sowie der ihrer Lamina beraubten Blattstiele und, bei manchen Pflanzen, des Internodiumstummels veranlasst (II, p. 203).

Die Trennung kann also, wie auch aus der Berücksichtigung der Algen, Pilze, Bacterien hervorgeht, durch verschiedene äussere und innere Factoren und Constellationen veranlasst werden. Zur mechanischen Ausführung bedarf es aber keiner anderen Mittel als derjenigen, die in der Pflanze sehr häufig zur partiellen oder totalen Spaltung von Zellwänden benutzt werden (II, § 13; I, § 84). Freilich vermögen wir zur Zeit nicht zu sagen, ob und in wie weit das Ziel etwa durch die Wirkung von Enzymen, in Verbindung mit anderweitigen Processen erreicht wird. Bei diesen Vorgängen mögen gelegentlich auch organische Säuren eine Rolle spielen, jedoch ist sicherlich die Vermuthung Wiesner's (l. c.) unzutreffend, nach welcher der herbstliche Blattfall einfach durch die Zunahme der organischen Säuren gegen Ende des Sommers bewirkt wird.

---

1) Vgl. Mohl, Wiesner, Molisch, l. c.

2) Vöchting, Organbildung im Pflanzenreich 1878, p. 232; Molisch, l. c. p. 161. — Vgl. Bd. I, p. 343.

3) Aehnlich wirkt nach Schimper (Indomalayische Strandflora 1891, p. 22) auch das Begiessen mit Salzwasser.

4) Pfeffer, Unters. a. d. Botan. Institut z. Tübingen 1886, Bd. II, p. 213.

Kapitel X.

Widerstandsfähigkeit gegen extreme Einflüsse.

Abschnitt I.

§ 63. Allgemeines.

Das individuelle Leben ist zeitlich begrenzt und demgemäss stirbt eine Sequoia gigantea, die über 4000 Jahre alt wird, endlich ebensogut ab, wie die somatischen Theile einer einjährigen Blüthenpflanze oder eines Schimmelpilzes, die ihren Entwickelungscyclus in einigen Monaten oder in einigen Tagen durchlaufen. Die Lebensdauer ist aber stets von den äusseren Bedingungen abhängig, durch die, bei extremer Einwirkung in der Natur und im Experiment, ein jäher Tod herbeigeführt oder ein allmähliches Absterben veranlasst wird. Andererseits wird eine Verlängerung der Lebensdauer durch die äusseren Verhältnisse erzielt (II, p. 247), wenn sich die Pflanze in niedriger Temperatur entwickelt oder wenn man den Samen für kürzere oder längere Zeit in Trockenstarre versetzt und durch diese Inactivirung die Zeitdauer prolongirt, die von der Befruchtung der Eizelle bis zum Entwickelungsabschluss des Individuums verstreicht. Sind aber nicht alle Functionen zum Stillstand gebracht (wie das der Fall ist, wenn einzelne Thätigkeiten durch Sauerstoffmangel, Chloroformiren, höhere Temperatur u. s. w. sistirt oder modificirt werden, I, p. 580; II, p. 77), so hat eine jede ernstliche functionelle Störung, mag sie durch äussere oder innere Factoren verursacht sein, mit der Zeit eine Benachtheiligung und Schädigung der Pflanze zur Folge, die endlich abstirbt, wenn diese Störung intensiv genug ist und genügend lange anhält.

Eine derartige Schädigung bezw. Tödtung tritt also immer ein, sobald eine oder einige der formalen Bedingungen in einem supraminimalen oder supramaximalen Maasse geboten sind, oder sobald durch die Einwirkung irgend eines anderen Agens eine genügende Benachtheiligung verursacht wird (vgl. II, § 39). So stirbt z. B. die Pflanze ab, wenn sie dauernd in einem ungenügenden Turgescenzzustand oder bei voller Turgescenz in einer Temperatur gehalten wird, die höher als das Maximum oder niederer als das Minimum der Wachsthumstemperatur liegt. Ausserdem wird durch die unzureichende Versorgung mit Sauerstoff (II, § 100) oder mit Nahrung (oder auch mit einem einzelnen Nährstoff) (I, p. 519, 598) endlich der Tod herbeigeführt, der demgemäss auch eintritt, wenn der auf die Kohlensäureassimilation angewiesenen Pflanze dauernd das Licht entzogen ist. Ferner wird bei zu hoher Concentration durch Nährstoffe oder durch andere Körper das Wachsthum und die Existenz der

Pflanze unmöglich gemacht (II, § 33). Zudem wird schon bei geringerer Concentration durch gewisse Nährstoffe und durch viele unnöthige Stoffe eine schädigende Wirkung ausgeübt. Ich erinnere nur daran, dass Sauerstoff, sowie Kohlensäure bei Ueberschreitung einer gewissen Partiärpressung den Tod herbeiführen (II, § 100, 104), dass freie Säuren und Alkalien, sowie Eisensalze und viele andere Stoffe schon in geringerer Dosis giftig wirken (II, § 72—74).

Natürlich ist immer eine gewisse Intensität der Einwirkung nothwendig, um ein Absterben herbeizuführen, das z. B. nicht eintritt, wenn eine schlecht ernährte oder bei niedriger Temperatur gehaltene Pflanze kümmerlich vegetirt. Hält man aber eine Pflanze in einer Temperatur, die nur wenig das auf die Dauer zulässige Maximum überschreitet, so beobachtet man, dass das Wachsthum erst nach einiger Zeit zum völligen Stillstand kommt, dass also allmählich die functionelle Thätigkeit nachlässt, und dass endlich an dem einzelnen Organe oder an der ganzen Pflanze die Symptome der Schädigung und des Absterbens auftreten. So lange diese Schädigung nicht zu weit fortgeschritten ist, wird nach der Rückkehr in normale Aussenbedingungen allmählich der krankhafte Zustand überwunden, und mit der fortschreitenden Erholung wird dann auch die Wachsthumsthätigkeit wieder aufgenommen. Ein analoger Erfolg wird ebenso durch Mangel von Nahrung, durch Gifte oder durch beliebige andere benachtheiligende Einwirkungen erzielt. Da man es aber in der Hand hat, z. B. durch eine geringe oder ansehnliche Ueberschreitung des Temperaturmaximums eine langsame, schnellere oder plötzliche Vernichtung des Lebens herbeizuführen, so lässt sich nicht in allen Fällen eine scharfe Grenze zwischen dem allmählichen Absterben und der unvermittelten Tödtung ziehen.

Wie die gesammte Reactionsfähigkeit, ist auch die Widerstandsfähigkeit der Pflanzenarten specifisch verschieden. Es ergiebt sich dieses schon aus den früheren Mittheilungen, dass gewisse Pflanzen bei einer Temperatur wachsen, in der andere Arten sofort getödtet werden (II, § 22), dass die anaeroben Organismen schon bei sehr geringer, viele aerobe Pflanzen aber erst bei einer hohen Partiärpressung des Sauerstoffes absterben (I, § 101; II, § 31), dass bestimmte Pflanzen in concentrirten Nährlösungen leben, die andere Organismen nicht vertragen (I, p. 415; II, § 33). Ferner giebt es Pflanzen, die leicht erfrieren oder durch einen ansehnlichen Wasserverlust zu Grunde gehen, während andere die stärkste Temperaturerniedrigung oder das völlige Austrocknen aushalten. Während aber bei Moosen und Flechten die ganze Pflanze das Austrocknen verträgt, kommt diese Eigenschaft bei den Phanerogamen nur den Samen und bei vielen Pilzen nur den Sporen zu. Eine Aenderung der Resistenz mit der Entwickelung tritt uns u. a. auch bei unseren Holzpflanzen entgegen, deren Knospen die Winterkälte aushalten, während die in Entfaltung begriffenen und entfalteten Blätter zum Theil leicht erfrieren.

Uebrigens ergeben sich diese und andere allgemeine Gesichtspuncte schon aus den früheren Betrachtungen über die Bedeutung der äusseren Factoren für das Pflanzenleben (vgl. II, § 20). Es sei desshalb nur noch kurz darauf hingewiesen, dass die Widerstandsfähigkeit auch von den vorausgegangenen Culturbedingungen, sowie von den übrigen Aussenfactoren, also von der Stimmung des Organismus, ferner nicht nur von der Dauer der Einwirkung, sondern auch

von der Schnelligkeit des Wechsels und von der Wiederholung der Inanspruchnahme abhängt. Besonders auffallend ist dieses darin ausgesprochen, dass die Resistenz von Samen, Sporen, Moosen etc. gegen Kälte, Alkohol, Gifte u. s. w. im ausgetrockneten Zustand sehr erhöht ist (II, § 70). Ausserdem kann die giftige Wirkung eines Körpers durch den gleichzeitigen Einfluss eines anderen Stoffes (Gegengiftes) abgeschwächt werden. Ferner sind die Pflanzen je nach dem Standort, also nach den vorausgegangenen Culturbedingungen in verschiedenem Grade resistent gegen Kälte (II, § 66).

Eine Schädigung durch den plötzlichen Wechsel wird in auffälliger Weise dadurch demonstrirt, dass Pilze u. s. w. bei schneller Verdünnung der concentrirten Nährlösung zerplatzen, bei allmählicher Verdünnung aber nicht geschädigt werden (II, § 71). Auch findet bei einer allmählichen Steigerung der Inanspruchnahme eine derartige Accommodation statt, dass die Pflanze einen mechanischen Zug (II, § 36), Concentrationen der Nährlösung, Quantitäten eines Giftes, Temperaturgrade u. s. w. aushält, denen sie zuvor nicht gewachsen war. Eine Wiederholung des Wechsels kann allerdings unter Umständen schädlich wirken, da, wie die Erfahrung lehrt, gewisse Pflanzen wohl ein einmaliges, aber nicht ein wiederholtes Gefrieren und Aufthauen vertragen. Offenbar wird durch die wiederholte Inanspruchnahme eine Schwächung des Organismus erzielt und es ist auch zu erwarten, dass der in irgend einer Weise geschwächte Organismus minder resistent ist.

Da der tödtliche Einfluss eines Agens nicht nur von der Dauer der Einwirkung, sondern auch von verschiedenen Umständen abhängt, so ist die Lage des Ultramaximums[1]), ebenso wie die des Maximums und Minimums nicht genau fixirt und immer nur bedingungsweise bestimmbar (vgl. II, p. 79). Dasselbe gilt für das Ultraminimum, von dem z. B. nicht die Rede sein kann, wenn eine Pflanze durch Temperaturerniedrigung oder durch Wasserverlust überhaupt nicht geschädigt wird, und wenn es sich um ein nicht nothwendiges Agens handelt.

Ein völliges Erlöschen aller vitalen Thätigkeit tritt übrigens in der wasserdurchtränkten Pflanze erst mit dem Tode ein. Denn wenn auch die Wachsthums- und Bewegungsthätigkeit und andere Partialfunctionen sistirt sind, so kommt doch in der dem Absterben entgegengehenden Pflanze die Athmungsthätigkeit (also die Stoffwechselthätigkeit) erst zum Stillstand, nachdem das Leben erloschen ist. So weit bis jetzt bekannt, ist aber das Leben einer Pflanze durch das Zurückbringen in normale Verhältnisse zumeist schon dann nicht mehr zu retten, wenn unter dem benachtheiligenden Einfluss (supramaximale Temperatur, Aetherwirkung u. s. w.) die Athmung auf ein Minimum reducirt oder auch nur erheblich zurückgegangen ist[2]).

Wie schon erwähnt, besitzen wir zur Zeit kein Mittel, um in der turgescenten Pflanze die Athmungsthätigkeit (d. h. die Stoffwechselthätigkeit) ohne Vernichtung des Lebens völlig zu sistiren (vgl. auch II, § 60). Denn auch

---

1) Diese Bezeichnung wurde eingeführt von Engelmann, im Handbuch d. Physiologie von Hermann, 1879, Bd. I, p. 358.

2) Im Hungerzustand kann z. B. bei Pilzen die Athmungsthätigkeit auf einen sehr geringen Werth zurückgehen, während z. B. in einer supramaximalen Temperatur schon bei einer mässigen Senkung der anfänglichen Athmungsthätigkeit eine bleibende Schädigung einzutreten pflegt.

bei Erniedrigung der Temperatur unter den Gefrierpunct wird die Athmung zunächst nur sehr stark reducirt (I, p. 572), und vermuthlich tritt ein völliger Stillstand erst dann ein, wenn die Säfte zum grössten Theil gefroren sind, wenn also der Turgor aufgehoben und dem Protoplasten durch die Eisbildung der grösste Theil des Wassers entzogen ist. Nach dem Austrocknen ist aber in der That in Samen, Moosen, Flechten eine Athmungsthätigkeit, d. h. ein Consum von Sauerstoff oder eine Production von Kohlensäure nicht mehr nachzuweisen[1]).

Durch die völlige Wasserentziehung verfallen also diejenigen Pflanzen, die das Austrocknen vertragen, in einen inactiven, einen leblosen Zustand (Anabiose nach Preyer). Da aber in diesem Zustand kein Symptom des Lebens zu bemerken ist, so kann man den trockenen Samen, Sporen u. s. w. nicht ansehen, ob in ihnen latentes (potentielles) Leben vorhanden ist, ob sie scheintodt oder wirklich todt sind, ob sie also nach der Wasserzufuhr unter normalen Vegetationsbedingungen zu lebendiger Thätigkeit erwachen oder als todte Massen der Fäulniss und der Verwesung anheimfallen. Wenn nun auch in den trockenen Samen u. s. w. die lebendige Thätigkeit schlummert, so gehen doch in ihnen mit der Zeit gewisse Veränderungen vor. Denn das folgt daraus, dass nach kürzerem oder längerem Lagern die Keimfähigkeit verloren geht, also die Lebensfähigkeit erlischt (II, § 70).

§ 64. Fortsetzung.

Das Verhalten eines Organismus gegenüber nachtheiligen und tödtlichen Eingriffen wird, wie alle Lebensthätigkeit, durch die specifischen Eigenschaften des Protoplasten bestimmt und regulirt. Da aber die Eigenschaften und die Thätigkeit dieses Elementarorganismus aus dem specifischen Bau und dem regulatorisch gelenkten Zusammengreifen der aufbauenden Theile resultiren (vgl. I, § 9), so ist es selbstverständlich, dass eine plötzliche Zerstörung der Structur durch Erhitzen, mechanische Zertrümmerung u. s. w. augenblicklich den Tod herbeiführt. Ausserdem ist, wie schon I, § 9 betont wurde, eine dauernde Erhaltung der Lebensthätigkeit und des Lebens nur möglich, wenn die nöthigen Partialfunctionen in einem solchen Maasse ausgeführt werden, dass das unerlässliche harmonische Zusammenwirken hergestellt und aufrecht erhalten wird. Wenn aber diese Harmonie durch den Ausfall, die Reduction oder die Steigerung einer oder einiger Partialfunctionen oder in irgend einer anderen Weise zu weitgehend gestört wird, so muss ein Erlahmen der Thätigkeit und endlich der Tod eintreten.

In diesem Sinne ist demgemäss das allmähliche Zustandekommen des Absterbens zu beurtheilen, das entweder durch die Aussenverhältnisse veranlasst wird oder das sich im Verlaufe der Ontogenese selbstregulatorisch, also aus inneren Ursachen einstellt. Denn wenn auf der einen Seite der Protoplast durch die

---

1) Vgl. die Bd. I, p. 576 cit. Lit. Ferner: Kochs, Biolog. Centralbl. 1890, Bd. 10, p. 682; C. de Candolle, Archiv. d. scienc. phys. et naturell. d. Genève 1895, Bd. 33, p. 506. Vgl. auch van Tieghem u. Bonnier, Bullet. d. l. soc. botan. d. France 1882, Bd. 29.

eigene Thätigkeit für die continuirliche Erhaltung des Lebens zu sorgen hat (I, p. 2), so gehört es andererseits zu den Aufgaben des Organismus, in bestimmten Zellen und Organen die Bedingungen für das Absterben zu schaffen. Das geschieht stets, wenn ein somatisches Organ differencirt wird, das nach einem kurzen oder langen Leben dem Tode anheimfällt. Ferner wird z. B. durch die Ausbildung der Tracheen u. s. w. demonstrirt, dass im Verlaufe der Ontogenese bestimmte Zellen durch die inneren Determinationen (vgl. II, Kap. VII) in eine Entwickelungsbahn gelenkt werden, die zu einem frühzeitigen Tode führt.

Mag nun das allmähliche Erlahmen und Absterben durch äussere oder innere Bedingungen veranlasst werden, stets ist es eine Folge der bestimmt gerichteten Eigenthätigkeit, die sich auch da, wo sie zum Tode führt, als nothwendige Folge aus den Eigenschaften des Protoplasten und der Gesammtheit der Bedingungen und Constellationen ergiebt. Somit sind auch alle Erlahmungen und Erkrankungen (auch die durch Infection bewirkten) Symptome und Folgen der vitalen Actionen und Reactionen, die unter Umständen derart verlaufen, dass das Leben erlischt oder, wie wir auch sagen können, dass sich der Organismus (die Zelle) zu Tode arbeitet.

Bei der Erforschung und causalen Beurtheilung dieser und ähnlicher Vorgänge sind somit dieselbe Methodik und Interpretation zu befolgen, wie bei dem Studium der normalen vitalen Vorgänge. Man hat demgemäss innere und äussere Factoren und Todesursachen zu unterscheiden und zu beachten, dass mit der Constatirung der äusseren oder der inneren Factoren weder die nächste Action (Wechselwirkung) in dem Protoplasten, noch die Kette der Reactionen erkannt ist, durch welche das endliche Resultat herbeigeführt wird (II, § 20, 39). Dieser Zusammenhang bleibt auch dann unaufgeklärt, wenn z. B. die Entfernung des Zellkerns die Ursache des allmählichen Absterbens wird (I, § 9). So klar wie in diesem Falle, ist der Regel nach der Eingriff (die nächste Wechselwirkung) nicht festzustellen. Eine exacte Präcisirung und Localisirung wird zumeist auch dadurch erschwert, dass die Wechselwirkung nicht auf ein einzelnes distinctes Organ des Protoplasten beschränkt bleibt, sondern dass durch dasselbe Agens verschiedene Verschiebungen und Verstellungen verursacht werden.

So vermögen wir z. B. nicht zu sagen, ob nach einer geringen Ueberschreitung der zulässigen maximalen Temperatur die zum Absterben führende Disharmonie allein durch die Steigerung der Athmung oder, wie es wahrscheinlich ist, durch verschiedenartige Reactionen veranlasst wird (vgl. I, § 105; II, § 22). Ohnehin ist die Causalität des Athmungsprocesses nicht völlig aufgeklärt, und somit fehlt eine genügende Einsicht in die reactionellen Veränderungen, die durch die Entziehung des Sauerstoffes hervorgerufen werden. Auch ist im näheren unbekannt, warum die aeroben Organismen trotz der intramolecularen Athmungsthätigkeit allmählich absterben müssen, während die anaeroben Organismen ohne das Eingreifen des freien Sauerstoffes zu leben vermögen (I, Kap. IX). Ferner ist es wohl begreiflich, dass der Organismus bei Mangel von Nahrung oder auch nur bei dem Fehlen eines einzelnen nothwendigen Nährstoffes zu Grunde geht (I, p. 601); jedoch kennen wir nicht näher die Veränderungen und Reactionen, durch welche z. B. bei Ausschluss von Kalium im Protoplasten die mit der Fortdauer des Lebens unverträgliche

Disharmonie verursacht wird. Wiederum ist es als eine Folge der beschleunigten Umsatzthätigkeit verständlich, dass sich die Pflanze in einer erhöhten (supramaximalen) Temperatur schneller zu Tode arbeitet, als bei Aufenthalt in einer niederen Temperatur.

Erst dann, wenn eine genügende Einsicht in die Causalität des vitalen Getriebes zur Verfügung steht, wenn wir also das reale Geschehen als eine nothwendige Folge aus den gegebenen Bedingungen ableiten können, wird es möglich sein zu verstehen, warum bestimmte Verschiebungen und Veränderungen im Protoplasten einen bestimmten formativen Erfolg haben, oder mit der dauernden Erhaltung des Lebens unverträglich sind. Uebrigens ist schon bei anderer Gelegenheit betont (II, § 21), dass ebenso wie die normalen, auch die abnormen und somit auch diejenigen Reactionen, die endlich zum Absterben führen, wichtige Hilfsmittel für die causale Erforschung der Fähigkeiten und Thätigkeiten des Organismus sind. Vermuthlich wird insbesondere das Studium der Wirkung verschiedener Gifte wichtige Aufschlüsse liefern.

Da in keinem Falle durch die sichtbare Gestaltung der Reaction unmittelbar die veranlassenden und bestimmenden Ursachen angezeigt werden (I, § 4; II, § 4), so sei auch nur darauf hingewiesen, dass zwar durch gewisse, aber durchaus nicht durch alle benachtheiligenden Einflüsse auffällige formative Aenderungen in dem plastischen Protoplasmakörper hervorgerufen werden, die sich z. B. in einer Vacuolisirung oder in irgend einer Deformation kundgeben (II, Kap. XV). Eine derartige Deformation unterbleibt aber z. B. in dem noch lebensthätigen Cytoplasma nach der Entfernung des Zellkernes, obgleich durch die Beseitigung dieses unentbehrlichen Organes eine tiefgreifende Störung hervorgerufen ist (I, § 9). Dass eine solche Störung nicht unbedingt ein schnelles Absterben zur Folge haben muss, beweist die Erfahrung, dass das kernfreie Cytoplasma erst nach längerer Zeit zu Grunde geht. Damit ist natürlich nicht ausgeschlossen, dass sich der intacte Protoplast unter anderen Bedingungen schnell zu Tode arbeitet, wie das u. a. bei manchen Pflanzen der Fall ist, wenn sie in eine supramaximale Temperatur gebracht werden oder wenn ihnen der Sauerstoff entzogen wird.

Ist der zum Absterben führende Reactionsvorgang noch nicht zu weit fortgeschritten, so vermag der Protoplast, nachdem er in normale Lebensbedingungen zurückversetzt ist, durch seine Eigenthätigkeit den früheren Zustand wieder herzustellen. Unter diesen Umständen werden also auch die Vacuolisirung oder andere Deformationen im Protoplasma wiederum ausgeglichen. Eine solche Rehabilitirung tritt aber auch bei Constanz der Aussenbedingungen dann ein, wenn die Störung durch den Uebergang in die neuen Verhältnisse bewirkt wurde, an die sich der Organismus allmählich accommodirt (II, p. 281). Natürlich ist der Protoplast nach der Entfernung des Zellkerns rettungslos verloren, während begreiflicherweise das Abschneiden oder das Abtödten eines gewissen Theiles des Cytoplasmas ertragen wird.

Hielten wir uns in diesen allgemeinen Betrachtungen sachgemäss an den einzelnen Protoplasten, so wurde doch darauf hingewiesen, dass durch die bestimmte Determinirung und Differencirung Zellen und Zellcomplexe in eine Entwickelungsbahn gelenkt werden, die sehr bald oder nach längerer Zeit zum Absterben führt. Nach unseren empirischen Erfahrungen ist in der That eine jede somatische Zelle und somit ein jedes ausgewachsenes Organ nur zu einer

begrenzten Lebensdauer befähigt. So sehen wir, dass unter den günstigsten Aussenbedingungen das ausgewachsene Blatt nach einer einjährigen oder mehrjährigen Dauer sein Leben abschliesst, dass die älteren Theile des an der Spitze fortwachsenden Rhizoms oder Torfmooses immer wieder absterben. Auch die lange Lebensdauer eines Baumstammes wird nur dadurch erreicht, dass durch die cambiale Zuwachsthätigkeit immer wieder neue Holz- und Rindenmassen geschaffen werden, die nach einigen Jahren oder bei manchen Arten erst nach 100 Jahren ihr Leben verlieren. Offenbar würde dieses Absterben auch ohne die correlativen Einflüsse eintreten, denn auch in der einjährigen Pflanze wird die Lebensdauer der somatischen Theile nur bis zu einem gewissen Grade verlängert, wenn man Blühen und Fruchten verhindert.

Ohne Frage wird aber das selbstregulatorische Absterben auf verschiedene Weise verursacht. So dürfen wir vermuthen, dass es ausser denjenigen Zellen, in denen schon durch die Ontogenese das Ende des Lebens herbeigeführt wird, auch solche giebt, die im ausgewachsenen Zustande zu unbegrenztem Leben befähigt sein würden, wenn nicht durch die Thätigkeit eine Abnutzung und Veränderung und hierdurch eine Lebensgrenze geschaffen würde. In einer solchen Zelle würde sich also keine innere Todesursache einstellen, wenn ihr die Fähigkeit zukäme, durch ihre Eigenthätigkeit eine jede Abnutzung und Veränderung im Protoplasten, in der Zellhaut u. s. w. wiederum auszugleichen. Diese theoretische Möglichkeit scheint indess in der Natur nicht erfüllt zu sein, da, soweit wir wissen, die somatischen Zellen, auch bei dem einfachsten Organismus, nach einer begrenzten Lebensdauer absterben[1]).

Sofern aber somatische Zellen nicht gebildet werden (vgl. II, § 2), sofern sich also, wie es bei den Asomatophyten der Fall ist, eine jede Zelle immer wieder durch Wachsthum und Theilung vermehrt und verjüngt, so wird offenbar in jeder der gleichwerthigen Zellen eine innere Todesursache vermieden. Dem entsprechen auch die Erfahrungen an Hefezellen, Bacterien u. s. w., bei denen, so lange die zureichenden Aussenbedingungen geboten sind, Wachsthum und Vermehrung ununterbrochen fortgesetzt werden, ohne dass eine Schwächung oder ein Absterben eines Individuums eintritt (vgl. II, p. 251). Practisch ist freilich ein solches unbegrenztes Vermehren unmöglich, und in der Natur sorgen diese Organismen schon durch die Aufzehrung der Nahrung und durch die Stoffwechselproducte in selbstregulatorischer Weise für die Schaffung von Aussenbedingungen, die zunächst eine Hemmung des Wachsthums und mit der Zeit ein Absterben der Organismen bewirken (I, p. 515).

Voraussichtlich wird aber die embryonale Zelle eines Asomatophyten mit der Zeit auch dann absterben, wenn zwar die günstigsten Aussenbedingungen geboten sind, aber die Ausführung des angestrebten Wachsthums, also Vermehrung und Verjüngung mechanisch unmöglich gemacht sind. In der That sprechen alle Erfahrungen und Erwägungen dafür, dass sich unter solchen Umständen die embryonale Zelle, analog wie die ausgewachsene (somatische) Zelle, zu Tode arbeitet, jedoch sind in dieser Hinsicht völlig entscheidende Beweise bis dahin nicht erbracht. Wenn in den Versuchen, in denen in den Zellen von Spirogyra oder

1) Frank (Krankheiten d. Pflanzen 1895, II. Aufl., Bd. I, p. 6) nimmt irrigerweise an, dass es einen Tod aus inneren Ursachen eigentlich nicht gebe.

von Saccharomyces (Asomatophyten), ferner in den embryonalen Zellen der Vegetationspuncte und des Cambiums von Somatophyten das Wachsthum durch einen Gipsverband[1]) oder durch einen anderen mechanischen Widerstand unmöglich gemacht war, ein Absterben in vielen Fällen nicht beobachtet wurde, so will das nichts sagen. Denn diese Versuche erstrecken sich nur über Wochen, Monate oder wenige Jahre, also über eine zu kurze Zeit, da sogar die somatischen Zellen in manchen Pflanzen (z. B. in gewissen Splintbäumen) erst nach 100 Jahren absterben.

Dafür, dass auch die embryonale Zelle ohne Vermehrung und Verjüngung nur begrenzt lebensfähig ist, spricht ferner die Thatsache, dass die aus inneren Ursachen ruhenden Knospen und Cambien[2]) von Holzpflanzen u. s. w. endlich, jedoch oft erst nach langer Zeit absterben, dass ferner in den Sporen und Samen gewisser Pflanzen die Keimfähigkeit nur einige Wochen oder Monate conservirt wird, und dass die Keimfähigkeit sogar in den ausgetrockneten Sporen und Samen endlich verloren geht (II, § 70). Wenn ferner Hefezellen und Bacterien[3]) mit der Zeit in solchen Nährlösungen absterben, die zwar eine gewisse Stoffwechselthätigkeit aber kein Wachsthum gestatten, so kann man nicht wissen, in wie weit dieses Resultat schon durch die unzureichenden Aussenbedingungen veranlasst wurde. Denn wenn durch letztere eine zu weitgehende Störung der functionellen Harmonie bewirkt wird, dann gehen aus den früher besprochenen Gründen die embryonalen Zellen ebenso gut zu Grunde, wie die somatischen Zellen.

Bei allen Organismen ist also die Erhaltung nur durch Wachsthum und Verjüngung der embryonalen Zellen (des Keimplasmas) möglich. Gleichzeitig ist aber dafür gesorgt, dass dauernd somatische und asomatische Individuen zu Grunde gehen, wie es für die Erhaltung des Kreislaufes und des Gleichgewichts im Naturhaushalt unerlässlich ist (vgl. I, § 51). Bei der Lösung dieser Aufgabe sind immer verschiedene Factoren betheiligt (I, § 92, 76), unter denen auch die Eigenthätigkeit in Betracht kommt, da schon durch den Consum der Nährstoffe u. s. w. (I, p. 515) die Existenzbedingungen eingeschränkt und aufgehoben werden. Während nun bei den Asomatophyten das Absterben nur durch die selbstthätig oder auf andere Weise geschaffenen unzulänglichen Aussenbedingungen verursacht wird, kommt bei den Somatophyten hinzu, dass immer ein Theil der embryonalen Zellen in eine Entwickelungsbahn gelenkt wird, die unvermeidlich zum Tode führt. Es steht dieses im Zusammenhang damit, dass

---

1) Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1893, p. 240, 355; Newcombe, Botanical Gazette 1894, Bd. 19, p. 232.

2) Nach R. Hartig (Lehrb. d. Anatom. u. Physiol. 1891, p. 272) bleibt bei manchen Bäumen das Cambium einige Jahrzehnte auch dann am Leben, wenn es nicht wachsthumsthätig ist.

3) Nach E. Ch. Hansen (Meddelelser fra Carlsberg Laboratoriet 1899, Bd. 4, Res. p. 109) sterben die Saccharomycesarten in Saccharoselösung endlich ab, doch können sich bestimmte Arten, die in der Lösung langsam wachsen, über 17 Jahre am Leben erhalten. In Bier conserviren nach Hansen (l. c. 1894, Bd. 3, Res. p. 210) die Essigbacterien ihr Leben 1—6 Jahre. Ueber das allmähliche Absterben der Bacterien vgl. u. a. auch H. L. Bolley, Centralbl. f. Bacteriol. II. Abth., 1900, Bd. 6, p. 33. — Ueber die Conservirung der Lebensfähigkeit in den im Boden liegenden Samen vgl. II. p. 264.

ausgewachsenen Zellen und Organen, deren Bildung zum Aufbau eines Asomatophyten nothwendig ist (II, § 2), immer nur eine begrenzte Lebensfähigkeit zukommt. In der Natur geht aber auch die Mehrzahl der Individuen eines Asomatophyten zu Grunde, so dass bei diesem ebensogut wie bei einem Somatophyten die continuirliche Erhaltung der Art stets nur durch eine beschränkte Zahl der embryonalen Zellen besorgt wird[1]).

Die Widerstandsfähigkeit haben wir im Folgenden nur soweit zu behandeln, als es zur Characterisirung der specifisch verschiedenen Eigenschaften und damit zur allgemeinen Beurtheilung der Existenzbedingungen erforderlich ist. Denn zu diesen gehört einmal, dass die in Kap. VI besprochenen Wachsthumsbedingungen geboten sind, und ferner, dass die Pflanze niemals, auch nicht vorübergehend, klimatischen oder anderen Einwirkungen ausgesetzt wird, die den Tod herbeiführen. So können Palmen und andere tropische Pflanzen, die im Winter erfrieren, bei uns nicht im Freien aushalten, während die unserem Klima angepassten Holzpflanzen in der Zeit der Winterruhe nicht durch eine Kälte geschädigt werden, durch die das Leben der entfalteten Blätter und Blüthen desselben Gewächses vernichtet wird. Bei vielen derjenigen Pflanzen, die mit Hilfe eines Rhizoms den Winter überdauern, ist sogar das ganze oberirdische Sprosssystem ziemlich frostempfindlich. Ferner erfrieren in jedem Winter viele einjährige Pflanzen, die durch die winterharten Samen erhalten werden. Durch Samen, Sporen, Rhizome u. s. w. wird weiter während einer trockenen Jahreszeit die Erhaltung von Pflanzenarten vermittelt, deren vegetativer Körper durch den Wasserverlust gänzlich oder doch in seinen oberirdischen Theilen getödtet wird. Soll eine solche Tödtung vermieden werden, dann muss die Pflanze, wie es bei Crassulaceen, Cacteen und anderen Xerophyten der Fall ist, entweder durch geeignete Einrichtungen gegen das zu weitgehende Austrocknen geschützt sein, oder sie muss, wie Moose, Flechten u. s. w. das Austrocknen ohne Schädigung vertragen (I, § 26, 27; II, § 70).

Während der schädigende Einfluss von Temperatur, Licht und Wasserverlust hauptsächlich desshalb berücksichtigt wird, weil diese Factoren in der Natur von hervorragender Bedeutung sind, ist ein kurzer Ausblick auf Giftwirkungen desshalb angeschlossen, weil, wie schon erwähnt wurde, das nähere Studium der Giftwirkungen mehr und mehr Bedeutung für die physiologische Forschung gewinnen wird. Diese hat überhaupt zur Erreichung ihrer Ziele ebensogut wie die normalen auch die extremen und ungewöhnlichen Einwirkungen und Reactionen auszunutzen, und auf solche ist und wird desshalb in den verschiedensten Kapiteln dieses Buches Rücksicht genommen. Ich erinnere nur an die Aufnahme und Speicherung von Stoffen, denen die Pflanze in der Natur nie begegnet, an die chemotropischen und an anderweitige Reizwirkungen durch verschiedene Körper, an die Benutzung von Aether, Chloroform, hoher oder niedriger Temperatur zur Modificirung, Sistirung und Separirung der Gesammtthätigkeit oder einzelner Functionen.

Da in diesem Buche die Pathologie nicht behandelt wird, so haben wir nicht

---

1) Die Continuität der embryonalen Substanz ist die unerlässliche Voraussetzung für die Erhaltung der Art (vgl. II, § 2). Ob man nun mit Rücksicht auf diese Continuität eine jede Art unsterblich nennen will, oder ob man »Unsterblichkeit« so definirt, dass nur die Asomatophyten unsterblich erscheinen (Weismann, Leben und Tod 1884), ist von untergeordneter Bedeutung. Uebrigens kann sich in der Natur eine jede Art nur bedingungsweise erhalten und ist desshalb auch nur bedingungsweise unsterblich. Vgl. u. a. Verworn, Allgem. Physiol. II. Aufl., 1897, p. 345.

auf die Pflanzenkrankheiten und die mit diesen verknüpften Reactionen und Degenerationen einzugehen[1]). Bekanntlich sind aber nicht alle Krankheiten von äusserlich sichtbaren formativen Aenderungen begleitet, die natürlich nicht zu Stande kommen können, wenn der Tod plötzlich eintritt. In diesem, wie in jedem anderen Falle, sind dann Erschlaffung (sofern der Turgor für die Herstellung der Tragfähigkeit nothwendig ist, II, § 15), Verfärbung, Austrocknen u. s. w. Folgen und Symptome der Tödtung[2]). Ferner wird das Aussehen des Protoplasmas in bekannter Weise verändert, und nöthigenfalls kann durch die Nichtplasmolysirbarkeit, durch die Färbbarkeit des Protoplasmas durch Anilinblau, durch den Austritt der im Zellsaft gelösten Farbstoffe u. s. w. entschieden werden, ob der Protoplast lebendig oder todt ist[3]). Begreiflicherweise fällt aber das Aussehen des todten Protoplasten je nach der Art der Tödtung verschieden aus. Denn einmal geht bei gewissen Einwirkungen dem Absterben eine Vacuolisirung oder eine anderweitige Deformation voraus, und ausserdem geht die zuvor vorhandene Structur mehr oder weniger verloren, wenn nicht zugleich mit der Tödtung durch geeignete Agentien eine Fixirung bewirkt wird[4]). Diese postmortalen Veränderungen haben indess keine physiologische Bedeutung, ebenso nicht die Veränderungen der Zellhaut, die durch die energische Einwirkung gewisser Agentien erzielt werden können (vgl. I, § 83, 84).

Abschnitt II.

Widerstandsfähigkeit gegen Wärme und Kälte.

§ 65. Einfluss der supramaximalen Temperatur.

Durch eine genügende Erhöhung der Temperatur lässt sich natürlich das Leben eines jeden Organismus vernichten. Der Temperaturgrad, dessen Ueberschreitung tödtlich wirkt, das Ultramaximum, hat aber je nach der Pflanzenart, ferner auch nach dem Entwickelungsstadium und den übrigen Bedingungen eine verschiedene Lage. So gewinnen austrocknungsfähige Pflanzen durch den völligen Wasserverlust eine hohe Widerstandsfähigkeit, so dass nunmehr längere Zeit eine Temperatur von 100 C. auch von denjenigen Pflanzen ertragen wird, die im turgescenten Zustande keine hervorragende Resistenz besitzen. Jedoch sind auch die wasserdurchtränkten Sporen gewisser Bacterien so widerstandsfähig,

---

1) Näheres bei A. B. Frank, Krankheiten d. Pflanzen II. Aufl., 1895; R. Hartig, Lehrb. d. Baumkrankheiten II. Aufl., 1899; P. Sorauer, Handb. d. Pflanzenkrankheiten II. Aufl., 1886.

2) Vgl. z. B. Sachs, Flora 1864, p. 37; Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 10; de Vries, Sur l. mort. d. cellul. végétales 1871 (Sep. a. Archiv. Néerlandaises Bd. 6) u. s. w.

3) Vgl. I, § 9, 16 etc. Durch gewisse vorsichtige Einwirkungen kann der Protoplast derartig getödtet werden, dass zunächst die diosmotischen Eigenschaften der Plasmahaut zum Theil erhalten bleiben.

4) A. Fischer, Fixirung, Färbung u. Bau d. Protoplasmas 1899.

dass sie einen halb- bis mehrstündigen Aufenthalt in siedendem Wasser vertragen, während die meisten Pflanzen bei 100 C. fast augenblicklich getödtet werden. Schon bei 70 C. tritt der Regel nach der Tod sehr schnell ein, gewisse Bacterien wachsen indess sehr gut in dieser Temperatur, und einzelne Organismen gedeihen möglicherweise noch bei 85 C. (II, § 22).

Aus den Angaben über das Temperaturmaximum für das Wachsthum (II, § 22) ergiebt sich übrigens, dass auch die Lage des Ultramaximums weitgehende Verschiedenheiten aufzuweisen hat. Denn mit der Zeit gehen alle turgescenten Pflanzen in einer Temperatur zu Grunde, die nur um 1—2 C. das Temperaturmaximum übertrifft, und in der zunächst das Wachsthum einige Zeit fortgesetzt wird (vgl. II, § 22). So beobachtete H. Hilbrig[1]) bei dem Uebertragen der Keimwurzel von Vicia faba in Wasser von 35 C., dass in 1—1½ Stunde die Zuwachsbewegung zum Stillstand kam. Nachdem diese Wachsthumsstarre 1¾ Stunde angehalten hatte, erwies sich die Wurzel als todt, während die Wachsthumsthätigkeit nach 5—6 Stunden wieder begann, wenn die Pflanze nach einer ½stündigen Starre, und nach ca. 24 Stunden, wenn sie nach einer einstündigen Starre in eine gute Wachsthumstemperatur zurückversetzt wurde. Langsamer arbeiten sich in der durch Temperaturerhöhung erzeugten Wachsthumsstarre die von Hilbrig untersuchten Schimmelpilze (Penicillium glaucum, Mucor stolonifer, Cladosporium herbarum) zu Tode. Als das benutzte Penicillium, dessen Temperaturmaximum bei 34 C. lag, bei 35 C. in einer Nährlösung gehalten wurde, war das Leben des Myceliums nach 31 Tagen, das der ungekeimten Sporen nach 54 Tagen erloschen. Wird vor dem Absterben eine günstige Wachsthumstemperatur hergestellt, so ist auch bei den Schimmelpilzen in Folge der allmählich zunehmenden Schädigung die Rückkehr der Wachsthumsthätigkeit umsomehr verzögert, je länger die supramaximale Temperatur anhielt. So trat z. B. in den Versuchen Hilbrig's (l. c. p. 7) nach einem 51tägigen Aufenthalt in 35 C. die Keimung der Sporen von Penicillium glaucum (bei 22 C.) nach 11 Tagen ein, während sie nach einem 2tägigen Aufenthalt in 35 C. schon am 2. Tage begann.

Wahrscheinlich werden gewisse Mikroorganismen eine noch längere Wärmestarre vertragen, während andere schneller zu Grunde gehen. Vermuthlich werden gerade die Thermobacterien (II, § 22) bei geringer Ueberschreitung des Temperaturmaximums ziemlich schnell getödtet, jedoch muss nicht immer mit einer niedrigen Lage des Temperaturmaximums eine lange Lebensdauer im Starrezustand verknüpft sein. In der That fand Hilbrig (l. c. p. 10), dass ein Wasserbacterium, dessen Temperaturmaximum zwischen 34—35 C. liegt, schon nach einem 5tägigen Aufenthalt in 35 C. abgestorben war.

Durch eine ansehnlichere Erhöhung der Temperatur über das Maximum wird natürlich das Absterben beschleunigt. So war bei einer Ueberschreitung des Maximums um 6 C. der Tod des Myceliums von Penicillium schon nach 2 Tagen eingetreten (Hilbrig, l. c. p. 7). Bei einer Ueberschreitung um 10 C. gehen aber viele, und wie es scheint alle höheren Pflanzen ziemlich schnell zu

1) H. Hilbrig, Ueber d. Einfluss supramaximaler Temperatur a. d. Wachsthum d. Pflanzen. Leipziger Dissertat. 1900. p. 15. — Analoge Resultate wurden mit den in Luft befindlichen Theilen verschiedener Keimpflanzen erhalten.

Grunde. Nach den Versuchen von Sachs[1]) und de Vries[2]) werden bei dem Eintauchen in Wasser von 51—52 C. innerhalb 10—30 Minuten viele der Blüthenpflanzen getödtet, deren Maximum (in Luft) ungefähr zwischen 40—45 C. liegt (vgl. II, § 22), und schon bei 45—46 C. wird das Leben vieler Phanerogamen mit der Zeit vernichtet. Indess müssen nicht sogleich die Symptome des Todes sichtbar werden. In der That kommt es nicht selten vor, dass die Pflanze bei kurzer Einwirkung der supramaximalen Temperatur zwar zunächst noch frisch und turgescent erscheint, aber dennoch derartig geschädigt ist, dass sie in den besten Aussenbedingungen allmählich abstirbt[3]). Bei der Abhängigkeit der Tödtung von der Zeit der Einwirkung und den obwaltenden Verhältnissen ist es selbstverständlich, dass die Lage des Ultramaximums immer nur annähernd und bedingungsweise angegeben werden kann (vgl. II, p. 281).

Das schönste Beispiel für eine sehr ansehnliche Verschiedenheit der Resistenz in den Entwickelungsphasen bieten die Bacterien. Bei verschiedenen Arten werden nämlich die Sporen erst durch halb- bis mehrstündiges Kochen in Wasser getödtet, ohne dass desshalb der wachsthumsthätige Zustand des Organismus besonders widerstandsfähig sein muss. Denn wenn auch viele der thermophilen Arten (II, § 22) kochfeste Sporen bilden, so thun das doch gleichfalls andere Species, die durch Wärme ungefähr ebenso leicht getödtet werden, wie manche höhere Pflanzen. Ich erwähne hier nur, dass z. B. die Sporen des Bacillus subtilis halbstündiges Kochen vertragen, obgleich das Temperaturmaximum für das Wachsthum bei 50 C. liegt und obgleich der wachsthumsthätige Bacillus bei 55 C. ziemlich schnell zu Grunde geht[4]).

Ebenso wie dem thätigen Zustand kommt auch den Sporen eine specifisch verschiedene Resistenz zu, die wiederum bei derselben Art offenbar desshalb erheblichen Schwankungen unterworfen ist, weil der Reifezustand, die Culturbedingungen etc. von Einfluss auf die Ausbildung der Widerstandsfähigkeit sind. In der That giebt es alle Abstufungen von Sporen, die ein mehrstündiges Kochen aushalten, bis zu den Sporen des Bacillus anthracis, die in siedendem Wasser in 2 Minuten zu Grunde gehen, und bis zu Arten, deren Sporen das Aufkochen überhaupt nicht vertragen[5]). Im allgemeinen sind jedoch die Dauersporen in zweckentsprechender Weise widerstandsfähiger, als die vegetativen Zustände (vgl. auch II, § 70, 72 in Bezug auf Austrocknen und Giftwirkungen). Ein analoges Verhältniss finden wir z. B. bei den Schimmelpilzen (II, p. 289) und den Hefearten[6]), deren Sporen indess nur in einem mässigen Grade resistenter sind, als die wachsthumsthätige Pflanze, und wie diese schnell durch eine Temperatur getödtet werden, die noch tief unter dem Siedepunct liegt. Die

---

1) J. Sachs, Flora 1864, p. 33.

2) H. de Vries, Matériaux p. l. connaissance d. l'influence d. l. température s. l. plantes 1870, p. 2 (Sep. a. Archiv. Néerlandaises Bd. 5). Andere derartige Beobachtungen finden sich in der II, p. 95 citirten Literatur.

3) Vgl. z. B. Sachs, l. c. p. 24.

4) Cohn, Beiträge z. Biolog. d. Pflanzen 1877, Bd. 2, p. 271. Ueber Bacillus carotarum siehe A. Koch, Bot. Ztg. 1888, p. 297.

5) Vgl. Flügge, Die Mikroorganismen III. Aufl., 1896, Bd. I, p. 438 und die hier citirte Literatur.

6) Vgl. A. Jörgensen, Mikroorganismen der Gährungsindustrie IV. Aufl., 1898, p. 180; E. Kayser, Annal. d. l'Institut Pasteur 1889, Bd. 3, p. 513.

Samen[1]), die kaum resistenter sind als die Keimpflanze, beweisen übrigens, dass ein Gewinn von Widerstandsfähigkeit nicht nothwendig mit der Anhäufung von Reservestoffen oder mit der Austrocknungsfähigkeit verknüpft ist. Letztere kommt auch den Moosen zu, welche in Bezug auf das Ultramaximum nicht bevorzugt sind. Dass ferner die Temperaturresistenz nicht mit dem Eintritt einer Ruhephase zunehmen muss, das wird ausser durch die Samen u. a. durch die ruhenden Knospen, Cambien etc. demonstrirt.

Jedenfalls ist keine Spore und kein Organismus bekannt, welcher der Siedetemperatur auf die Dauer zu widerstehen vermag. Natürlich wird aber durch Erhöhung der Wassertemperatur auf 110—130 C. die Tödtung sehr beschleunigt, so dass selbst die widerstandsfähigsten Sporen in kurzer Zeit zu Grunde gehen, wenn sie im geschlossenen Rohr (Autoclaven) auf 110—130 C. erhitzt werden. Dagegen sterben nach Cohn[2]) in Wasser von 70—80 C. erst im Laufe von 3—4 Tagen die Mehrzahl der Sporen des Bacillus subtilis ab, die in siedendem Wasser in $^1/_2$—1 Stunde getödtet werden. Jedoch wird der Tod aller Sporen endlich, wenn auch vielleicht erst nach sehr langer Zeit, in einer jeden supramaximalen Temperatur eintreten. Denn ohne Wachsthum und Verjüngung kann sich auf die Dauer kein Organismus lebendig erhalten. Sofern aber die Spore den Versuch macht zu keimen, verliert sie ihre Resistenz und wird, ebenso wie der wachsthumsthätige Organismus, durch eine jede Ueberschreitung des Temperaturmaximums mit der Zeit getödtet. Diese Abnahme der Widerstandsfähigkeit mit dem Auskeimen ermöglicht es, eine Sporen enthaltende Flüssigkeit dadurch (fractionirt) zu sterilisiren, dass man im Verlaufe einiger Tage wiederholt eine kurze Zeit auf 100 C. erwärmt.

Nachdem Pasteur[3]) erkannt hatte, dass manche Bacterien erst durch längeres Kochen getödtet werden, wurde besonders von Cohn[4]) und Brefeld[5]) festgestellt, dass diese hohe Resistenz den überhaupt zu hoher Widerstandsfähigkeit bestimmten Dauersporen zukommt. Jedoch zeigen die Thermobacterien, dass es auch möglich ist, einen wachsthumsthätigen Organismus mit verhältnissmässig hoher Widerstandsfähigkeit gegen Hitze auszustatten. Die Desinfectionsfrage gab Veranlassung zu zahlreichen Untersuchungen über die Widerstandsfähigkeit verschiedener Bacterien und ihrer Sporen, Studien, aus denen u. a. hervorgeht, dass die Abtödtung im strömenden Dampf langsamer erfolgt, als in siedendem Wasser. Mit Hinweis auf die zusammenfassende Literatur[6]) erwähne ich nur, dass in siedendem Wasser das Absterben u. a. erst nach einer halben oder nach einigen

1) L. Just, Cohn's Beitr. z. Biolog. 1877, Bd. 2, p. 346.

2) Cohn, Beiträge z. Biolog. 1877, Bd. 2, p. 271. Vgl. auch Gruber, Centralbl. f. Bacteriol. 1888, Bd. 3, p. 576.

3) Pasteur, Annal. d. Chim. et d. Physique 1862, III. sér., Bd. 64, p. 58; Étude s. l. bière 1876, p. 34; Pasteur et Joubert, Compt. rend. 1877, Bd. 84, p. 206. Bei Pasteur (1862) ist auch die ältere, zum Theil mit der Frage der Urzeugung zusammenhängende Literatur angeführt.

4) Cohn, l. c. p. 250. Hier ist auch die ältere Literatur citirt.

5) O. Brefeld, Unters. ü. d. Spaltpilze 1878, p. 10 (Sep. a. Sitzungsb. d. naturf. Freunde in Berlin); Botan. Unters. ü. Schimmelpilze 1881, Heft 4, p. 51.

6) Flügge, Die Mikroorganismen III. Aufl., 1896, Bd. I, p. 438; de Bary, Vergl. Morphol. u. Biolog. d. Pilze 1884, p. 515.

Stunden eintritt bei verschiedenen zur Gruppe der Heu- und Kartoffelbacterien gehörigen Arten, ferner bei Bacillus mesentericus vulgatus[1]), Bacillus butylicus[2]), bei verschiedenen Thermobacterien[3]).

Uebrigens tritt in vielen Fällen mit der Entwickelung eine gewisse Verschiebung der Widerstandsfähigkeit ein. So werden nach Sachs[4]) und de Vries[5]) in der Regel die noch in Ausbildung begriffenen Blätter, Stengel, Wurzeln etwas leichter getödtet, als die ausgewachsenen Organe. Jedoch sind unter Umständen, wie das Verhalten der Sporen lehrt, die Jugendstadien besonders resistent. Vermuthlich werden z. B. auch die Blatt- und Sprossanlagen in den ruhenden Knospen nicht so leicht durch Wärme getödtet, als die in der Entfaltung begriffenen Organe. Ferner sind die verschiedenen Zellen in demselben Pflanzenorgan nicht immer in derselben Weise widerstandsfähig, wie sich schon daraus ergiebt, dass nach einer mässigen Ueberschreitung des Ultramaximums öfters nicht alle Zellen abgetödtet sind[6]).

Da sich gewisse Pflanzen allmählich, wenn auch in einem beschränkten Maasse an eine höhere Temperatur gewöhnen (II, § 22), so wird vermuthlich der Organismus unter Umständen bei plötzlicher Ueberführung in einer Temperatur geschädigt oder getödtet, an die er sich bei langsamem Uebergang accommodirt. Ausserdem wird man im allgemeinen darauf rechnen dürfen, dass die Resistenz gegen Wärme abnimmt, wenn die Pflanze geschwächt ist oder sich in ungünstigen Lebensbedingungen befindet. Jedenfalls wird in höherer Temperatur in Folge der gesteigerten Stoffwechselthätigkeit die Lebensdauer abgekürzt, wenn der Pflanze ein begrenztes Quantum von Nahrung zur Verfügung steht. Es wurde auch schon früher (I, p. 544) mitgetheilt, dass nach Ausschluss von Sauerstoff die Keimlinge von Zea mays bei 40 C. nach 12 Stunden, bei 18 C. nach 24 Stunden, bei niedriger Temperatur aber erst in einigen Tagen abgestorben waren. Daraus erklärt sich, dass, wie Just[7]) fand, bei Erhöhung der Temperatur die unter Wasser befindlichen Samen leichter bei Mangel als bei reichlicher Zufuhr von Sauerstoff geschädigt werden. Ein solches Resultat muss durch Erhöhung der Temperatur schon dann zu Stande kommen, wenn den unter Wasser liegenden Keimlingen nicht mehr genügend Sauerstoff zugeführt wird, um die angestrebte erhöhte Athmungsthätigkeit zu befriedigen[8]). Auf anderen Ursachen muss es aber beruhen, dass in

---

1) E. Strub, Centralbl. f. Bacteriol. 1890, Bd. 7, p. 728.

2) Vgl. de Bary, l. c. Ferner Schattenfroh u. Grassberger, Centralbl. f. Bacteriol. II. Abth., 1900, Bd. 6, p. 411.

3) L. Rabinowitsch, Zeitschr. f. Hygiene 1895, Bd. 20, p. 154.

4) J. Sachs, Flora 1864, p. 4.

5) H. de Vries, Matériaux pour l. connaissance d. l'influence d. l. température s. l. plantes 1870, p. 4; Sur la mort d. cellules végétales 1871, p. 25 (Sep. a. Archives Néerlandaises Bd. 6).

6) De Vries, l. c. Ueber die höhere Resistenz der Schliesszellen der Spaltöffnungen siehe H. Leitgeb, Mittheil. a. d. Botan. Institut zu Graz 1886, I, p. 133.

7) Just, Cohn's Beiträge z. Biologie 1877, Bd. 2, p. 346.

8) Nach P. Mazé, Compt. rend. 1899, Bd. 128, p. 1608, bildet sich in den unter Wasser befindlichen Keimpflanzen, in Folge des ungenügenden Zutrittes von Sauerstoff, Alkohol. Vgl. Bd. I, § 99.

den Versuchen von Sachs (l. c.) die in dampfgesättigter Luft befindlichen Blüthenpflanzen einige Grade mehr vertrugen, als die in Wasser untergetauchten Individuen. Jedoch kommt hierbei in Betracht, dass die Pflanzen im Wasser viel schneller die Temperatur des umgebenden Mediums annehmen, also bei gleicher Versuchsdauer länger auf der maximalen Temperatur gehalten werden, als die in Luft befindlichen Exemplare, die sich zudem durch Transpiration (I, p. 227) vielleicht ein wenig abkühlen.

Aus der Verschiebung des Temperaturmaximums durch die Ernährungsbedingungen (II, § 22) folgt, dass durch solche Einflüsse auch das Ultramaximum modificirbar ist. Näher untersucht ist aber noch nicht, in welchem Maasse die giftige Wirkung von Stoffen durch die Erhöhung der Temperatur gesteigert wird. Auf die allgemeine Angabe Nägeli's[1]), je nach der Zusammensetzung der Culturflüssigkeit werde ein Bacterium, bei gleichlanger Erwärmung, entweder schon bei 30 C. oder erst bei 110 C. getödtet, ist schon desshalb nicht viel Werth zu legen, weil Nägeli augenscheinlich mit Bacteriengemischen, also mit einem inconstanten Material arbeitete.

Ganz besonders wird die Widerstandsfähigkeit, sofern das Austrocknen unschädlich ist (II, § 70), durch die völlige Entziehung des Wassers erhöht. Denn hierdurch werden viele Samen, Moose, Flechten, Pilzsporen, Bacterien befähigt, das ein- oder mehrstündige Erwärmen auf 100 oder sogar auf 110 und 120 C. auszuhalten. Diese Resistenz wird schon durch einen geringen Wassergehalt erheblich vermindert, so dass lufttrockene Samen nicht 100 C. vertragen und zum Theil schon zwischen 60—80 C. getödtet werden, wenn sie zuvor längere Zeit in einer sehr feuchten Luft verweilten. Da nun viele Experimente keine Garantie bieten, dass mit völlig ausgetrocknetem Material gearbeitet wurde, so muss dahingestellt bleiben, ob und in wie weit sich die Angaben über Tödtung bei einer Temperatur zwischen 60—100 C. auf vollständig ausgetrocknete Objecte beziehen[2]). Jedoch ist zu erwarten, dass es auch Pflanzen giebt, die nach thunlichster Wasserentziehung eine kurze Erwärmung auf 100 C. nicht ertragen. Schliesslich werden alle ausgetrockneten Objecte ebenso wie bei gewöhnlicher, auch bei erhöhter Temperatur die Lebensfähigkeit einbüssen. Diese geht voraussichtlich bei 100 C. sogar schneller verloren, und vielleicht sterben bei erhöhter Temperatur gerade diejenigen Samen, Sporen etc. schneller ab, die ohnehin ihre Keimfähigkeit nur kürzere Zeit bewahren. Uebrigens kommt die hohe Resistenz im ausgetrockneten Zustand auch solchen Pflanzen zu, die im turgescenten Zustand schon bei 40—50 C. getödtet werden.

Die grosse Widerstandsfähigkeit trockener Pflanzen wurde bereits von Spallanzani[3]) constatirt und fernerhin von zahlreichen Forschern an Samen[4]), Moosen,

1) Nägeli, Die niederen Pilze 1877, p. 30, 200. — Nach Pasteur (l. c.) sind Bacterien resistenter in alkalischer, als in saurer Milch. Cohn (l. c. p. 259) und Brefeld (l. c. p. 11), die mit anderen Nährlösungen experimentirten, beobachteten dagegen in alkalischer Lösung keine Vermehrung der Resistenz. Vgl. übrigens Cohn, Beiträge z. Biologie 1877, Bd. 2, p. 255.

2) Beispiele für andere Organismen z. B. bei A. Artari, Abhandlg. der naturf. Gesellsch. in Halle, Bd. 31, p. 120.

3) Opuscules d. physique animale et végétale traduit par Senebier 1777, Bd. 1, p. 58, 62.

4) Siehe Nobbe, Samenkunde 1876, p. 227; F. v. Höhnel, Wiss.-pract. Unters.

Flechten, Pilzsporen[1]), Hefearten[2]), Bacterien[3]) u. s. w. verfolgt. Von Krasan, Just, Höhnel wurde auch mit völlig getrockneten Samen operirt und gefunden, dass manche (sowohl stärke- als ölhaltige Samen) längere Zeit 110 C. und vorübergehend sogar 120 C. aushalten. Wie zu erwarten, ist nach längerer und hoher Erwärmung als Zeichen des Beginns der Benachtheiligung die Keimung von Samen und Sporen verzögert. Da die Dauersporen verschiedener Bacterien ein mehrstündiges Erwärmen auf 130 C. vertragen und sogar bei 140 C. erst nach einiger Zeit getödtet werden, so ist zu einem schnellen und sicheren Sterilisiren im trockenen Zustande eine verhältnissmässig hohe Temperatur (150—170 C.) nöthig.

Die verschiedene Widerstandsfähigkeit der turgescenten Organismen steht im Zusammenhang mit der specifischen Lage des Temperaturmaximums (II, § 22) und kann, ebenso wie diese Eigenschaft, zur Zeit nicht aus der Structur des Organismus und des Protoplasten erklärt werden. Schon die Thatsache, dass gewisse Pflanzen bei 20—40 C. absterben, beweist, dass in diesem Falle die Tödtung nicht von der Coagulation des Eiweisses durch Wärme abhängt. Denn wenn auch durch eine solche Coagulation, wie durch eine jede plötzliche Zerstörung der Structur, das Leben ohne Frage sogleich vernichtet wird, so beweisen doch die bei 75 C. gedeihenden Pflanzen, dass die Existenz von Organismen auch in einer Temperatur möglich ist, in welcher das Hühnereiweiss gerinnt. Uebrigens coaguliren nicht alle Eiweisskörper, und da zudem verschiedene Stoffe[4]) die Gerinnung des Albumins verhindern, so würde sogar die Existenz dieses Proteinstoffes Organismen zulassen, die bei 100 C. wachsen. Dieserhalb ist es auch nicht überraschend, dass die Sporen gewisser Bacterien erst nach längerer Zeit in siedendem Wasser absterben. Da diese Resistenz auch den soeben gebildeten und nicht aus der Culturflüssigkeit entfernten Sporen zukommt, die ohne Frage von Wasser durchtränkt sind, so ist die Widerstandsfähigkeit in diesem Falle nicht durch das Austrocknen bedingt, wie es Cohn[5]) und einige andere Forscher[6]) annehmen. Jedoch ist es begreiflich, dass die

---

a. d. Gebiete d. Pflanzenlaubes 1877, II, p. 77; L. Just, Cohn's Beitr. z. Biolog. 1877, Bd. 2, p. 311 und die an diesen Orten citirte Literatur. — Nach P. Rittinghaus (Verhandl. d. naturh. Vereins d. Rheinlande Jahrg. XLIII, 5. Folge, Bd. 3) werden die Pollenkörner bei 100 C. zum Theil schon in 15 Minuten getödtet. Siehe ferner F. Konno, Bot. Jahresb. 1898, I. Abth., p. 609.

1) Lit. bei de Bary, Morphol. u. Biologie d. Pilze 1884, p. 372.

2) Manassein, Wiesner's Mikroskop. Untersuchung 1872, p. 122; A. Artari, l. c.; E. Kayser, Annal. d. l'Institut Pasteur 1889, Bd. 3, p. 520.

3) Pasteur, Annal. d. chim. et d. physique 1862, III. sér., Bd. 64, p. 90; Nägeli, Die niederen Pilze 1877, p. 202, sowie die bei Flügge, Mikroorganismen III. Aufl., 1896, Bd. I, p. 437 citirte Lit.

4) Schadee van der Does, Zeitschr. f. physiol. Chem. 1897, Bd. 24, p. 351 (durch Ag); G. Clautriau, La digestion d. l. urnes de Nepenthes 1900, p. 25 (Sep. a. Mémoir. couronnés etc. publiés p. l'Academie royal. d. Belgique 1900) (durch Fe); K. Spiro, Zeitschr. f. physiol. Chem. 1900, Bd. 30, p. 182 (durch verschiedene organische Stoffe). Vgl. auch O. Cohnheim, Chemie d. Eiweisskörper 1900, p. 9.

5) Cohn, Beiträge z. Biologie 1877, Bd. 2, p. 266.

6) Cramer, Centralbl. f. Bacteriol. 1892, Bd. XI, p. 453. — Natürlich kann auch durch Nichtaufnahme von Wasser die Widerstandsfähigkeit bedingt sein. So beruht es offenbar auf der schwierigen Quellbarkeit, die manchen Samen zukommt, dass Pouchet

Resistenz mit dem Austrocknen erhöht wird, da hierdurch einmal die Reactionsfähigkeit todter Massen vermindert wird[1]) und ferner mit dem völligen Wasserverlust die Lebensthätigkeit eingestellt wird. Da aber im trockenen Samen u.s.w. die Widerstandsfähigkeit schon durch die Aufnahme von einigen Procenten Wasser sehr stark vermindert wird, so kann also auch nicht wohl in einer turgescenten Zelle durch Anhäufung von Reservestoffen etc. der Wassergehalt so weit herabgesetzt werden, dass dadurch eine sehr hohe Widerstandsfähigkeit gewonnen wird.

Schon früher (II, p. 89) wurde hervorgehoben, dass die Angaben über das Gedeihen und über das Aushalten von Organismen in heissen Quellen, in warmen Bodenschichten u. s. w. nur mit Vorsicht aufzunehmen sind. Denn einmal ist es oft fraglich, ob die gemessene Temperatur auch an derjenigen Stelle im Boden, im Wasser u. s. w. herrschte, an welcher sich die Pflanze befand. Ferner ist zu beachten, dass die Transpiration und die hierdurch veranlasste Zuführung von kühlerem Wasser etc. abkühlend wirken, und dass zuweilen durch schützende Hüllen die zu hohe Erwärmung der lebendigen Zellen vermieden werden kann (II, Kap. XVI). Jedenfalls ist noch nicht genügend untersucht, ob in denjenigen Bodenschichten, die in manchen tropischen Ländern zeitweise eine Temperatur von 60—75 C. annehmen[2]), ein reichliches Wurzelsystem entwickelt wird, ob ferner dem Wurzelsystem der in Betracht kommenden Pflanzen eine hohe Widerstandsfähigkeit zukommt, oder ob dessen Abtödtung durch anderweitige Verhältnisse vermieden wird. Aus der Erfahrung[3]), dass die Wurzeln unserer Getreidearten in dem 50 C. warmen Boden in einigen Tagen absterben, folgt natürlich nicht, dass sich andere Pflanzen ebenso verhalten. Immerhin ist es nicht sehr wahrscheinlich, dass, wie es A. v. Humboldt[4]) angiebt, an den warmen Quellen der Trinchera (Caracas) verschiedene Pflanzen ihre Wurzeln in Lachen treiben, die bis zu 85 C. warm sind. Denn es würde schon eine hohe Widerstandsfähigkeit erfordern, damit eine solche Temperatur auch nur vorübergehend ausgehalten wird. Transitorisch werden übrigens auch bei uns die insolirten Theile der Fettpflanzen auf 52 C.; also auf eine Temperatur erwärmt, die bei längerer Dauer tödtlich wirkt (II, Kap. XVI). Das Gedeihen im Sonnenlicht beweist ohnehin, dass die zeitweise durch die Insolation erzielte Temperatur ertragen wird. Nur dann, wenn das Sonnenlicht durch einen Wassertropfen concentrirt wird, kann, analog wie durch ein Brennglas, eine locale Tödtung des Pflanzengewebes bewirkt werden[5]). Eine austrocknungsfähige Pflanze wird aber durch den Wasserverlust derart resistent, dass sie, wie es bei Moosen und Flechten der Fall ist, sogar an dunklen Felsen aushalten, die sich durch längere Insolation sehr stark erwärmen (Kerner, l. c. p. 518).

Ein Eingehen auf die Methoden, die zur Ermittlung der Tödtungstemperatur benutzt wurden, ist nicht geboten (vgl. II, p. 94). Ich beschränke mich auch

(Compt. rend. 1866, Bd. 63, p. 939) die Samen einer Medicago-Art noch keimfähig fand, nachdem sich dieselben 4 Stunden lang in siedendem Wasser befunden hatten. Vgl. auch Nobbe, Samenkunde 1876, p. 228.

1) Ueber den Einfluss des Wassergehaltes auf die Coagulation des Eiweisses vgl. Lewith, Centralbl. f. Physiol. 1890, Bd. 4, p. 382.

2) Lit. bei Nobbe, Samenkunde 1876, p. 229; Kerner, Pflanzenleben I. Aufl., 1887, p. 518.

3) Bialoblocki, Einfluss der Bodenwärme auf die Entwickelung einiger Culturpflanzen 1872.

4) Vgl. Bot. Ztg. 1876, p. 783.

5) A. B. Frank, Krankheit. d. Pflanzen II. Aufl., 1895, Bd. I, p. 175.

darauf, einige der von de Vries[1]) gewonnenen Werthe mitzutheilen. In den zu Grunde liegenden Versuchen wurden die Pflanzen 15—30 Minuten in der hohen Temperatur gehalten. Dabei befanden sich die Wurzeln im Wasser bezw. im Boden. Die Sprosse wurden in Wasser oder in Luft gehalten, und zwar dienten zu den Versuchen in Luft Topfpflanzen, zu den Versuchen in Wasser abgeschnittene Theile. Die Moose und Algen wurden nur in Wasser untersucht. Die Columnen A geben die höchste Versuchstemperatur an, in welcher die Pflanzen nicht geschädigt wurden, die Columnen B diejenige Versuchstemperatur, in welcher Tödtung erfolgte.

	Im Wasser		1 u. 2 im Boden, die folgenden in Luft	
	A	B	A	B
Zea mays, Wurzel	45,5° C.	47,0° C.	50,1° C.	52,2° C.
Phaseolus vulgaris, Wurzel	45,5 »	47,0 »	50,0 »	51,5 »
Iris florentina { Spitze des Blattes	49,0 »	49,7 »	53,2 »	55,0 »
Iris florentina { Basis desselben	49,7 »	51,5 »	55,0 »	57,3(?) »
Vinca minor { Junges Blatt	46,2 »	47,8 »		53,3 »
Vinca minor { Altes Blatt	47,8 »	50,1 »	53,0 »	55,0 »
Funaria hygrometrica	40,2 »	43,4 »		
Marchantia polymorpha	44,9 »	46,4 »		
Oedogonium spec.	42,2 »	44,2 »		
Oscillaria Fröhlichii, anguina u. chlorina	43,4 »	45,1 »		

Ausser in den schon citirten Arbeiten finden sich weitere Angaben u. a. bei Meyen (Physiologie 1838, Bd. 2, p. 313); Edwards und Colin (Annal. d. scienc. naturell. 1834, II. sér., Bd. I, p. 263); Heinrich (Versuchsstat. 1870, Bd. 13, p. 148 für Hottonia); Velten (Flora 1876, p. 212 für Vallisneria); Scheltinga (Bot. Jahresb. 1876, p. 719 für Wasserpflanzen); M. Schultze (Protoplasma d. Rhizopoden und Pflanzenzellen 1863, p. 48, Beobachtungen am Protoplasma von Haaren u. s. w.); Strasburger (Wirkung des Lichtes u. der Wärme auf Schwärmsporen 1878, p. 61 für Schwärmzellen). Nach Kühne (Untersuch. über d. Protoplasma 1864, p. 87) gehen die Plasmodien von Aethalium septicum schon nach 2 Minuten langem Erwärmen auf 40 C., von Didymium serpula nach kurzem Erwärmen auf 35 C. zu Grunde. Ueber das Temperaturmaximum bei locomotorischen Bewegungen und Plasmabewegungen vgl. auch II, Kap. XIV u. XV. — Die Literatur über Pilze und Bacterien ist in den schon citirten Werken von de Bary und Flügge zusammengestellt.

---

1) H. de Vries, Matériaux p. l. connaissance d. l'influence d. l. température s. l. plantes 1870, p. 3 (Sep. a. Archiv. Néerlandaises Bd. 3).

§ 66. Gefrieren und Erfrieren.

Während durch eine genügende Steigerung der Temperatur der Tod schnell und sicher herbeigeführt wird, ist es nicht möglich, durch eine Erniedrigung der Temperatur das Leben aller Organismen zu vernichten. Denn Samen, Sporen u. s. w. haben sich im getrockneten Zustand, gewisse Mikroorganismen auch im turgescenten Zustand trotz der Abkühlung auf — 200 C. als resistent erwiesen. Die meisten Pflanzen können freilich durch die zureichende Senkung der Temperatur getödtet werden, sind aber, wie schon aus den Beobachtungen in der Natur zu entnehmen ist, mit einer specifisch verschiedenen Widerstandsfähigkeit ausgestattet. So pflegen z. B. die oberirdischen Theile von Cucumis sativus, Cucurbita pepo, Ricinus, Impatiens balsamina, Phaseolus nanus, Solanum tuberosum in einer Nacht ganz oder theilweise zu erfrieren, wenn die Lufttemperatur auf — 2 bis — 4 C. fällt, während u. a. Stellaria media, Senecio vulgaris, Lamium amplexicaule, Urtica urens, Bellis perennis erst durch eine längere Abkühlung auf — 6 bis — 9 C. getödtet werden, und z. B. Helleborus foetidus — 17 C. verträgt[1]). Eine derartige und zeitweise sogar eine noch tiefere Temperatur müssen ferner unsere Holzpflanzen in ihrem Winterzustand aushalten. Larix sibirica und einige andere Phanerogamen, sowie gewisse Moose und Flechten kommen sogar in einem arctischen Klima fort, in welchem die Wintertemperatur zwischen — 30 bis — 50 C. schwankt und in dem sie zuweilen während 6 Monaten steif gefroren sind[2]).

Da die Pflanzen poikilotherme Organismen sind, in denen zudem mit der Abkühlung die Wärme erzeugende Stoffwechselthätigkeit auf ein Minimum reducirt wird (I, p. 572), so stellen sie sich annähernd auf die Temperatur der Umgebung ein (II, Kap. XVI). Die in die Luft ragenden Holzpflanzen, die Moose und die Flechten, die an Stämmen oder an Felsen wachsen, an welchen der Schnee nicht haftet, nehmen also ungefähr die Temperatur der Luft an. Demgemäss erfolgt mit genügender Abkühlung Eisbildung in der Pflanze, die sich zumeist erst nach einer gewissen Ueberkältung und dann plötzlich einstellt (II, § 67). Diese Eisbildung macht sich schon dadurch bemerklich, dass die stark gefrorenen Krautpflanzen (Stellaria media, Ranunculus glacialis etc.) steif und brüchig werden, und dass der gefrorene Baumstamm dem Eindringen der Axt einen grösseren Widerstand entgegensetzt. Durch eine solche Eisbildung wird also bei den genannten und anderen resistenten Pflanzen keine Tödtung herbeigeführt[3]), während im allgemeinen die Pflanzen, welche bei geringer Kälte erfrieren (zu diesen gehören u. a. auch die Kartoffelknolle, die Zuckerrübe, die

---

1) Lit.: H. R. Göppert, Wärmeentwickelung i. d. Pflanzen 1830, p. 94; Bot. Ztg. 1875, p. 613; Ueber d. Gefrieren u. Erfrieren d. Pflanzen 1883; Frank, Krankheit. d. Pflanzen II. Aufl., 1894, Bd. I, p. 197; Büsgen, Waldbäume 1897, p. 43 u. s. w.

2) Siehe Göppert, l. c. p. 59; O. Drude, Handb. der Pflanzengeographie 1890, p. 24; A. F. W. Schimper, Pflanzengeographie 1898, p. 45.

3) Dass steif gefrorene Pflanzen nach dem Aufthauen noch lebendig sein können, ist schon lange bekannt. Vgl. z. B. Duhamel, Naturgesch. der Bäume 1765, Bd. 2, p. 298; Göppert 1830, l. c. p. 11, 228.

Apfelfrucht), sich als todt erweisen, wenn in ihnen Eisbildung stattgefunden hat. Dass in der That die Tödtung in vielen Fällen von der Eisbildung abhängt, ergiebt sich daraus, dass ohne letztere die gleiche Temperaturerniedrigung ertragen wird. So wird die geschälte Kartoffel, in der sich bei — 1 C. Eis bildet, schon bei dieser Temperatur getödtet, während die ungeschälte Kartoffel, in der erst nach einer Abkühlung (Ueberkältung) auf — 3 bis — 4 C. Eis entsteht, während einiger Tage ohne Schaden bei — 2 C. gehalten werden kann[1]). Analog verhalten sich viele Pflanzen, und wenn z. B. in einem frostempfindlichen Blatte die Eisbildung nur an einzelnen Stellen stattfindet, so werden auch nur diese getödtet[2]).

Da sich ein Organismus offenbar auch in einer inframinimalen Wachsthumstemperatur nicht unbegrenzt am Leben erhalten kann (II, p. 279), so ist von vornherein zu erwarten, dass Pflanzen, und insbesondere solche, denen ein hohes Temperaturminimum zukommt (II, § 22), mit der Zeit in einer Temperatur absterben, die über dem Gefrierpunct liegt. In der That tritt, nach Molisch[3]), in einer zwischen + 1,4 und + 3,7 C. schwankenden Temperatur in 18—24 Stunden der Beginn der Schädigung und in 5 Tagen das Absterben der Blätter von Episcia bicolor und Sciadocalyx Warsewitzii ein, während unter denselben Bedingungen bei Tradescantia discolor und Tournefortia hirsutissima der Beginn der Schädigung der Blätter nach 8 Tagen, das Absterben nach 27 Tagen zu bemerken war. Auch hebt bereits Göppert[4]) hervor, dass verschiedene Pflanzen, die vorübergehend — 2 bis — 3 C. vertragen, zu Grunde gehen, wenn sie während 24—48 Stunden bei — 1 C., also in einer Temperatur gehalten werden, in der voraussichtlich die Eisbildung in der Pflanze unterblieb (II, § 67). Ferner habe ich gelegentlich beobachtet, dass die Keimwurzel von Cucurbita pepo und Phaseolus vulgaris zum Theil abgestorben war, nachdem sie 4 Wochen lang in einer Temperatur zwischen 0 bis + 1 C. verweilt hatte. Schon der Umstand, dass mit der Temperaturerniedrigung die Stoffwechselthätigkeit sehr reducirt wird (I, p. 572), macht es begreiflich, dass sich die Pflanze in einer inframinimalen Temperatur viel länger am Leben erhält, als in einer supramaximalen Temperatur (II, § 65). Ohnehin müssen die Pflanzen, deren Wachsthumsthätigkeit in der Heimath zuweilen durch niedrige Temperatur auf längere Zeit sistirt wird, auch befähigt sein, diese Kältestarre längere Zeit zu ertragen. (Ueber Thermobacterien vgl. II, p. 90.)

Indem wir, wie es zumeist geschieht (Molisch, l. c. p. 49), eine jede Tödtung durch eine inframinimale Temperatur als Erfrieren bezeichnen, haben wir ein Erfrieren mit und ohne Eisbildung zu unterscheiden und zu beachten,

---

1) H. Müller-Thurgau, Landwirthschaftl. Jahrb. 1886, Bd. 15, p. 488, 505. — Vieles ist auch schon in Müller's Arbeit, Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 133, enthalten. — Vgl. II, § 67.

2) H. Müller-Thurgau, l. c. p. 505.

3) H. Molisch, Unters. ü. d. Erfrieren d. Pflanzen 1897, p. 61. — Offenbar wurde auch bereits von Göppert, Hardy und Kunisch (Lit. bei Molisch, l. c. p. 56) ein Absterben über Null beobachtet, jedoch wurde nicht genügend controlirt, ob sich die Pflanzen nicht durch Strahlung etc. unter die vom Thermometer angezeigte Temperatur abkühlten (vgl. II, p. 304).

4) H. R. Göppert, l. c. 1830, p. 63; 1883, p. 50.

dass letztere, d. h. das Gefrieren, den Tod verursachen kann, aber nicht verursachen muss. Dieser Sprachgebrauch erscheint mir in der That zweckmässiger, als der Vorschlag H. Müller-Thurgau's (1886, l. c. p. 496), unter »Erfrieren« nur die durch Gefrieren erzielten Tödtungen zu verstehen. Denn auch in diesem Falle kommt die Tödtung nicht immer in derselben Weise zu Stande, und eine nähere causale Aufhellung ist doch stets nothwendig.

Die Pflanzen, die eine Eisbildung vertragen, sind im gefrorenen Zustand keineswegs unveränderlich und unempfindlich. Denn einmal sterben auch die steif gefrorenen Pflanzen mit der Zeit ab, und ferner kann durch eine weitere Senkung der Temperatur der Tod herbeigeführt werden. Letzteres folgt schon aus der erwähnten Existenz eines specifischen Ultraminimums. Auch ist allgemein bekannt, dass in einem ungewöhnlich kalten Winter Obstbäume und andere Holzgewächse erfrieren, welche die übliche Winterkälte jedes Jahr ohne Schaden ertragen hatten[1]).

Das Absterben solcher Pflanzen, die das Austrocknen nicht ertragen, wird schon durch die mit der Kälte zunehmende Eisbildung und Wasserentziehung verursacht werden, die z. B. bei — 30 C. sehr ansehnlich sein muss (II, § 67). Jedoch kommt nach den Beobachtungen in der Natur ein analoges Verhalten auch austrocknungsfähigen Moosen zu, und nach Pictet[2]) werden die bei — 60 C. gefrorenen (austrocknungsfähigen) Räderthiere durch eine weitere Erniedrigung der Temperatur getödtet. Denn während diese Organismen durch eine Temperatur von — 60 C. während 24 Stunden nicht geschädigt wurden, gingen bei gleich langer Abkühlung auf — 80 bis — 90 C. zahlreiche, auf — 150 bis — 160 C. sämmtliche Individuen zu Grunde. Nach den später (II, p. 305) mitzutheilenden Erfahrungen über Mikroorganismen ist zu vermuthen, dass es auch Organismen giebt, die z. B. durch eine Erniedrigung der Temperatur von — 100 auf — 200 C. getödtet werden.

Mag nun eine solche Tödtung durch die mit der weiteren Abkühlung gesteigerte Entziehung des Imbibitionswassers (II, § 67, 68) oder auf andere Weise bewirkt werden, so ist doch soviel gewiss, dass auch nach dem Gefrieren des flüssigen Zellinhaltes noch eine zum Tode führende Veränderung möglich ist[3]). Beachtet man ferner, dass die völlig trockenen Samen und Sporen mit der Zeit ihre Keimkraft verlieren, so wird es wahrscheinlich, dass die Lebensfähigkeit auch in der tiefsten Temperatur nicht unbegrenzt conservirt wird, dass also sowohl die im wasserdurchtränkten, als auch die im trockenen Zustand abgekühlten Pflanzen endlich absterben (II, p. 287). Denn mehr als eine erhebliche Verlängerung der Lebensdauer ist doch nicht zu erwarten, und das erwähnte Verhalten der Räderthiere (und sicherlich vieler Organismen)

---

1) Bsp. in den citirten Schriften von Göppert etc. — Ueber Erfahrungen an Thieren vgl. z. B. A. Welter, Die tiefen Temperaturen 1895, p. 75; P. Bachmetjew, Zeitschr. f. wiss. Zoolog. 1899, Bd. 66, p. 521. — Einige weitere Angaben über das Erfrieren animalischer Organismen bei A. Labbé, La Cytologie 1898, p. 37.

2) R. Pictet, Archiv. d. scienc. phys. et naturell. d. Geneve 1893, III. sér., Bd. 30, p. 311.

3) Nägeli (Sitzungsb. d. Münchener Akadem. 1861, I, p. 271) nahm irrigerweise an, dass für die steif gefrorene Pflanze eine weitere Erniedrigung der Temperatur bedeutungslos sei.

beweist, dass in der tieferen Temperatur das Absterben schneller von statten gehen kann. Nach den Versuchen (II, p. 303) von de Candolle scheint ausserdem die Keimfähigkeit des trockenen Samens von Lobelia Erinus in tiefer Temperatur früher zu erlöschen, als unter normalen Verhältnissen.

Aus dem Umstande, dass bei sehr tiefer Temperatur sehr viele chemische Reactionen sistirt sind[1]), lässt sich in unseren Fragen ebensowenig ein für alle Fälle giltiger Schluss ziehen, wie aus den physiologischen Experimenten, in denen die Abkühlung immer nur eine verhältnissmässig kurze Zeit dauerte. Thatsächlich wird die Lebensfähigkeit in verschiedenartigen Starrezuständen lange erhalten, und dass dieses auch im gefrorenen Zustand geschieht, beweisen schon die arctischen Pflanzen, die während eines halben Jahres steif gefroren sind[2]).

Alle diese Erfolge treten ebensogut bei langsamer, wie bei schneller Abkühlung ein, und zwar wird die Pflanze durch die ultraminimale Erniedrigung der Temperatur, also nicht durch das Aufthauen getödtet. Demgemäss kann eine Pflanze, die schon durch die Eisbildung zu Grunde geht, auch durch das langsamste Aufthauen nicht gerettet werden, während die Pflanze, die das Erfrieren erträgt, bei schnellem Aufthauen am Leben bleibt. Dieses wird also nicht geschädigt, wenn man eine bei — 6 C. steif gefrorene Stellaria media u. s. w. (II, p. 297) in ein warmes Zimmer bringt oder durch Eintauchen in Wasser von + 25 C. plötzlich aufthaut. Ebenso beobachtete Frisch[3]), dass die auf — 59 C. abgekühlten Bacterien ihre Bewegungsthätigkeit sogleich wieder aufnahmen, als die Eismasse in weniger als einer Minute aufthaute.

Die Befähigung, den schnellen Wechsel so gut zu ertragen, ist ökologisch bedeutungsvoll (vgl. II, p. 93). Denn in der Natur wird durch die Sonnenstrahlen nicht selten ein sehr schnelles Aufthauen bewirkt, das z. B. in wenigen Minuten vollendet ist, wenn in den Hochalpen eine bis dahin im Schatten stehende gefrorene Pflanze von den Sonnenstrahlen getroffen wird. In der That vermochten Müller-Thurgau[4]), sowie Molisch[5]) in der Regel irgend einen benachtheiligenden Einfluss des schnellen Aufthauens nicht zu entdecken. Eine Ausnahme wurde nur für die Frucht des Apfels und der Birne[6]) und für das Blatt von Agave americana (Molisch, l. c. p. 47) gefunden, die nach mässigem Gefrieren bei sehr langsamem Aufthauen am Leben bleiben, bei schnellem Aufthauen aber absterben.

Ebenso vertragen die Pflanzen eine plötzliche Abkühlung. Denn so weit

---

1) R. Pictet, Zeitschr. f. physikal. Chem. 1895, Bd. 16, p. 417.

2) Wenn nach v. Charpentier (Bot. Ztg. 1843, p. 13) Trifolium alpinum, caespitosum, Geum montanum, Cerastium latifolium weiter wuchsen, nachdem sie 4 Jahre lang von dem Gletscher bedeckt gewesen waren, so ist damit nicht gesagt, dass diese Pflanzen ein so langes Gefrieren aushalten. Denn da die Temperatur unter dem Eise im Sommer sicher auf Null und auch darüber steigt, so waren die Pflanzen eine gewisse Zeit im Jahre nicht gefroren.

3) Frisch, Sitzungsb. d. Wiener Akadem. 1877, Bd. 75, Abth. 3, p. 257.

4) H. Müller-Thurgau, Landwirthschaftl. Jahrbüch. 1886, Bd. 15, p. 506.

5) H. Molisch, Das Erfrieren d. Pflanzen 1897, p. 34. — Falls bei dem Aufthauen sich die Intercellularen mit Wasser füllen, so wird diese Injection ziemlich bald wieder aufgehoben. Vgl. Bd. I, p. 258, 264.

6) Müller-Thurgau, Schweizerische Zeitschrift für Obst- u. Weinbau 1894.

bekannt, macht es für diejenigen Pflanzen, welche das Gefrieren aushalten, der Regel nach nichts aus, ob die Körpertemperatur schnell oder langsam erniedrigt wird, und es ist auch noch fraglich, ob der schnelle Temperaturabfall für diejenigen Pflanzen nachtheilig ist, welche durch die Eisbildung getödtet werden. Dass wenigstens die Schädigung nicht in erster Linie durch die plötzliche Eisbildung in dem überkälteten Organismus (II, § 67) verursacht wird, dafür spricht die Erfahrung, dass die (geschälte) Kartoffel auch dann erfriert, wenn die Ueberkältung vermieden ist und sich das Eis allmählich bei — 1 C. bildet (II, p. 298).

Ganz spurlos geht indess keine Inanspruchnahme vorbei, und so ist es verständlich, dass wiederholtes Gefrieren und Aufthauen schädlich wirkt. So wurden nach Göppert[1]) Lamium purpureum, Stellaria media, Helleborus niger u. s. w. getödtet, als sie mehr als sechsmal hinter einander bei — 4 bis — 5 C. gefroren und in einem Zimmer aufthauten, während diese Pflanzen im Freien, d. h. ohne diesen Wechsel, — 11 bis — 12 C. aushielten.

Während Göppert[2]) das Erfrieren durch das Gefrieren zu Stande kommen lässt, suchte Sachs[3]) darzuthun, dass die Tödtung erst während des Aufthauens eintritt und durch eine Verlangsamung des Aufthauens vermieden werden kann. Durch die schon besprochenen Untersuchungen von Müller-Thurgau wurde indess der wahre Sachverhalt sichergestellt.

Gewöhnlich lässt sich erst nach dem Aufthauen erkennen, ob die Pflanze noch lebendig ist. In einigen Fällen treten jedoch Reactionen ein, durch die der Eintritt des Todes in der gefrorenen Pflanze angezeigt wird. In diesem Sinne benutzte und interpretirte schon Göppert[4]) die Blaufärbung, welche in den Perigonblättern von Phajus, Calanthe und einigen anderen Orchideen durch die Abspaltung des Indigos eintritt, wenn die Pflanze durch genügende Abkühlung oder in irgend einer anderen Weise getödtet wird. Fernerhin haben dann Detmer[5]) die Farbenänderung im Blatte von Begonia manicata, Molisch[6]) die Farbenänderung in Nitophyllum peltatum (Floridee) und die Entwickelung des Cumaringeruches als Indicien für die Tödtung durch das Gefrieren benutzt.

Im vorstehenden ist bereits die specifisch verschiedene Widerstandsfähigkeit der einzelnen Arten, sowie der Organe und der Entwickelungsstadien

1) Göppert, Wärmeentwickelung i. der Pflanze 1830, p. 62; Gefrieren, Erfrieren u. s. w. 1883, p. 49.

2) Göppert 1830, l. c. p. 232; Bot. Ztg. 1871, p. 73. Vgl. auch Kunisch, Ueber die tödtliche Einwirkung niederer Temperaturen. Dissertat. 1880, p. 42.

3) J. Sachs, Sitzungsb. der Sächs. Gesellschaft der Wissensch. zu Leipzig 1860, Bd. 12, p. 27; Versuchsstationen 1860, Bd. 2, p. 175. — Eine ähnliche Vermuthung wurde schon von Duhamel (Naturgeschichte der Bäume 1765, Bd. 2, p. 277) ausgesprochen. Vgl. die Lit. bei Müller-Thurgau 1886, l. c. p. 506. — Müller-Thurgau hat auch erörtert, durch welche Umstände die Experimente von Sachs zu Resultaten führten, welche die Theorie dieses Forschers zu stützen schienen.

4) Göppert, Bot. Ztg. 1871, p. 399; Müller-Thurgau, Landw. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 162, 166; 1886, p. 515; Molisch, l. c. p. 35. — Vgl. über Indigobildung Bd. I. p. 495. — Dass die Blaufärbung der genannten Blüthen durch Indigo bedingt ist, erkannte bereits Marquart 1830. Nach Kunisch (l. c. p. 37, 50) tritt diese auf Spaltung beruhende Blaufärbung (Indigobildung) auch im sauerstofffreien Raume ein.

5) Detmer, Bot. Ztg. 1886, p. 521. — Ueber Farbenänderungen ohne Tödtung vgl. Bd. I, p. 319, 497.

6) Molisch, l. c. p. 38, 41.

derselben Art durch Beispiele illustrirt. Auch ist schon früher (II, p. 287) darauf hingewiesen, dass die Pflanzen der arctischen und der gemässigten Zone in geeigneter Weise eingerichtet und ausgestattet sein müssen, um den Winter überdauern zu können[1]. Wie sich zur Erreichung dieses Zieles unter Umständen die Resistenz mit der Entwickelung ändert, dafür sind ein schönes Beispiel die Winterknospen der Holzpflanzen, die durch die Winterkälte auch dann nicht geschädigt werden, wenn die sich entfaltenden und entfalteten Blätter und Blüthen leicht erfrieren. Die gequollenen Samen scheinen zumeist ein wenig widerstandsfähiger zu sein, als die Keimpflanze[2]. Jedoch ist auch diese geringe Erhöhung der Resistenz schon bedeutungsvoll, weil die wasserdurchtränkten Samen zum guten Theil durch die Bedeckung mit Boden u. s. w. bis zu einem gewissen Grade geschützt sind, während die freiliegenden Samen, sofern sie austrocknen, eine jede Temperaturerniedrigung ertragen.

Mit den Anpassungen an die normalen Lebensbedingungen steht es auch im Zusammenhang, dass die tropischen Pflanzen im allgemeinen leichter erfrieren[3]. Jedoch sind die tropischen Pflanzen zum Theil ebenso oder sogar im höheren Grade resistent, als bei gewissen Pflanzen der gemässigten Zone diejenigen Organe und Entwickelungsphasen, die nur auf die Sommerzeit berechnet sind. Zudem muss mit einem tief liegenden Temperaturminimum nicht immer eine grosse Widerstandsfähigkeit gegen Kälte verknüpft sein. So gehen die Schwärmsporen von Ulothrix zonata zu Grunde, wenn sie bei — 1 C. einfrieren[4], obgleich sie sich noch in Wasser von 0° bewegen und obgleich das Wachsthumsminimum dieser Pflanze bei Null liegt (I, p. 87). Es ist auch noch nicht untersucht, ob diejenigen Meeresalgen leicht erfrieren, die zwar noch bei — 1,8 C. wachsen (II, p. 88), aber in der Natur normalerweise nicht wesentlich tiefer abgekühlt werden.

Wie nicht anders zu erwarten, lehren die Erfahrungen, dass die Widerstandsfähigkeit einer Art gegen Kälte bis zu einem gewissen Grade von den übrigen Aussenbedingungen und von den vorausgegangenen Culturbedingungen abhängt. So erfroren nach G. Haberlandt[5] die bei + 18 bis + 20 C. erwachsenen Keimpflanzen leichter, als die bei + 8 C. cultivirten Keimlinge. Ferner gingen nach Göppert[6] Senecio vulgaris, Poa annua, Fumaria officinalis, die im November und December bis — 11 C. ausgehalten hatten, schon bei — 9 C. zu Grunde, nachdem sie 15 Tage in einem Warmhaus zugebracht hatten. Auch scheint den etiolirten Pflanzen eine geringere Widerstandsfähigkeit zuzukommen. Durch die besondere Combination von Licht und Wärme wird zugleich mit dem abweichenden Habitus (II, § 26) offenbar auch veranlasst, dass

1) Die Wurzeln pflegen minder resistent zu sein, als die Stämme. Mohl, Bot. Ztg. 1848, p. 6; 1862, p. 324; Göppert, Gefrieren, Erfrieren u. s. w. 1883, p. 56.

2) Göppert, Die Wärmeentwickelung i. d. Pflanzen 1830, p. 43; G. Haberlandt, Die Schutzeinrichtungen d. Keimpflanze 1877, p. 48.

3) Vgl. Karsten, Bot. Ztg. 1861, p. 289; Göppert, Botan. Jahresb. 1873, p. 263; Naudin, Annal. d. scienc. naturell. 1877, VI. sér., Bd. 5, p. 323 u. s. w. — Siehe auch II, p. 298 Erfrieren über Null.

4) Strasburger, Wirkung d. Lichtes u. d. Wärme auf Schwärmsporen 1878, p. 62.

5) G. Haberlandt, Die Schutzeinrichtungen d. Keimpflanze 1877, p. 48; Botan. Jahresb. 1879, p. 259.

6) Göppert, l. c. 1830, p. 63.

die in den Hochalpen erwachsenen Pflanzen zumeist nicht so leicht erfrieren, als die in der Ebene erwachsenen Individuen derselben Art[1]).

Im allgemeinen scheint die Widerstandsfähigkeit durch alle ungünstigen Aussenbedingungen etwas reducirt zu werden, so dass eine Abnahme der Resistenz z. B. ebenso durch eine übermässige, als durch eine ungenügende Versorgung mit Wasser oder einem Nährstoff veranlasst werden kann[2]). Bedenkt man, dass ferner der Beginn der Ruhezeit und des Wiedererwachens der Thätigkeit, sowie verschiedene andere Momente von Bedeutung sind, so ist klar, dass in der Natur eine Steigerung der Frostempfindlichkeit durch verschiedene Factoren und Combinationen erzielbar ist. Es ist desshalb auch verständlich, dass zwar häufig die an dem Nordabhang stehenden Individuen einer Nadelholzart frosthärter sind, zuweilen aber leichter erfrieren, als die an dem Südabhang erwachsenen Individuen.

Folgen der Wasserentziehung. — Wie schon erwähnt, wird durch eine weitgehende Wasserentziehung die Widerstandsfähigkeit derart gesteigert, dass nach dem Befunde verschiedener Forscher[3]) schon die lufttrockenen Samen, Pilzsporen, Bacterien und vermuthlich alle austrocknungsfähigen Objecte durch die erzielbare tiefste Temperatur (— 200 bis — 250 C.) nicht geschädigt werden. Allerdings erstrecken sich diese Versuche nur auf kürzere Zeit, und nur von Brown und Escombe (l. c.) wurde 110 Stunden auf — 183 bis — 192 C. abgekühlt. Es ist also nicht ausgeschlossen, dass bei längerer Dauer des Experimentes ein Absterben beobachtet wird (II, p. 299). In der That fand C. de Candolle[4]), dass nach 118 Tagen, während die Temperatur zwischen — 37 bis — 57 C. geschwankt hatte, und zuweilen etwas über — 37 C. gestiegen war, die Samen von Lobelia Erinus die Keimfähigkeit verloren hatten, die in den übrigen Samen (Avena, Triticum u. s. w.) unverändert geblieben war. Durch Zufuhr von wenig oder viel Wasser müssen sich natürlich alle Abstufungen bis zu der Widerstandsfähigkeit der turgescenten Objecte herstellen lassen. Da sich ferner durch die Verminderung der Turgescenz der Gefrierpunct erniedrigt, so wird dadurch auch der Erfrierpunct derjenigen Pflanzen hinausgeschoben, die durch die Eisbildung getödtet werden (II, p. 298).

Die tödtliche Wasserentziehung kann aber einmal durch die übermässige Eisbildung in der Pflanze (II, p. 299) und ferner dadurch verursacht werden, dass die Pflanze austrocknet, weil sie dem gefrorenen Boden nicht die Wassermenge

---

1) Es ist noch zu entscheiden, ob bei Versetzung von Pflanzen aus einem nordischen in ein wärmeres Klima die höhere Resistenz in einem ähnlichen Sinne nachwirkt, wie die Abkürzung der Vegetationszeit (II, § 60).

2) Vgl. H. Müller-Thurgau, Landwirth. Jahrb. 1886, Bd. 15, p. 543. An dieser Stelle sind auch andere Beobachtungen über die Abhängigkeit der Frostempfindlichkeit von den Aussenbedingungen zu finden. Einige Beobachtungen schon bei Duhamel, Naturgesch. d. Bäume 1765, Bd. 2, p. 270.

3) R. Pictet (Archiv. d. scienc. phys. et naturell. d. Genève 1893, III. période, Bd. 30, p. 311) erzielte — 200 C. mit flüssiger Luft; dgl. H. Brown und F. Escombe (Proceed. of the Royal Society 1897, Bd. 62, p. 160). W. Th. Thiselton-Dyer (Proceed. of the Royal Society 1899, Bd. 65, p. 362) erreichte — 250 C. mit Hilfe von flüssigem Wasserstoff. In den früheren Versuchen von Pictet, de Candolle, Edwards u. Collin, Göppert wurde mit minder tiefer Temperatur gearbeitet.

4) C. de Candolle, Archiv. d. scienc. physiqu. et naturell. de Genève 1895, III. pér., Bd. 33, p. 504.

entreissen kann, die zur Deckung des Transpirationsverlustes nothwendig ist. Durch das so erzielte Austrocknen der oberirdischen Theile gehen auch bei uns in trockenen Wintern einzelne Holzpflanzen zu Grunde[1]). Da aber in arctischen Gegenden der Boden sehr lange gefroren ist, so ist es wesentlich, dass die hier wachsenden Holzpflanzen in ähnlicher Weise gegen zu starke Transpiration geschützt sind, wie die xerophilen Arten in einem warmen Klima[2]).

Schutz gegen Gefrieren. Nehmen auch die Pflanzen mit der Zeit die Temperatur der Umgebung an, so kann doch durch alle Einrichtungen, welche die Abkühlung des Pflanzenkörpers verzögern (vgl. II, Kap. XVI), ein gewisser Schutz gegen eine vorübergehende tiefe Temperatursenkung gewonnen werden. In viel höherem Maasse als durch die Bauverhältnisse, werden freilich die Pflanzen durch die Bedeckung mit Erde, mit Schnee etc. vor einer zu weitgehenden Abkühlung und damit vor dem Erfrieren bewahrt[3]). Durch eine solche Bedeckung wird auch die Temperaturerniedrigung durch Ausstrahlung verhindert, durch welche in hellen Nächten die Körpertemperatur der Pflanze bis 8 C. unter die Lufttemperatur sinken kann. (Näheres II, Kap. XVI.) Unter diesen Umständen findet man thatsächlich Pflanzen steif gefroren, obgleich das Thermometer nur bis auf + 1 bis + 2 C. zurückging. Weil aber diese Verhältnisse nicht immer genügend berücksichtigt wurden, sind die älteren Angaben über das Erfrieren über Null nur mit Vorsicht aufzunehmen (II, p. 298).

Wie durch Nebel wird die Abkühlung durch Strahlung durch eine jede Trübung der Luft, also auch durch rauchende Feuer vermindert, deren Anwendung als ein Schutzmittel gegen das Erfrieren in einer klaren Frostnacht schon Plinius und ebenso die Peruaner vor der Entdeckung Amerikas kannten[4]). Da der Rauch durch Verminderung der Abkühlung des Pflanzenkörpers, aber nicht durch die Abhaltung der Sonnenstrahlen, d. h. durch die Verlangsamung des Aufthauens, wirkt, so müssen die Feuer schon in der Nacht angezündet werden. Ueberhaupt ist der Regel nach das Leben der Pflanze durch Verlangsamung des Aufthauens nicht zu retten (II, p. 300)[5]). Wenn also, was noch fraglich ist, das Begiessen der gefrorenen Pflanze mit Wasser nützlich ist, so muss das nicht durch die Verlangsamung des Aufthauens, sondern durch andere Ursachen bedingt sein.

Die specifisch verschiedene Widerstandsfähigkeit ist bereits, insbesondere mit Rücksicht auf höhere Pflanzen, durch Beispiele illustrirt[6]). Zur Ergänzung

---

1) Vgl. Bd. I, p. 213 u. die dort cit. Arbeiten von Kihlmann, sowie von Stenström. Ferner Göppert, l. c. 1830, p. 58; Molisch, l. c. p. 50; Schimper, Pflanzengeographie 1898, p. 45, 717. — Ueber die Transpiration gefrorener Pflanzen und bei niedriger Temperatur siehe Bd. I, p. 228 und Prillieux, Compt. rend. 1872, Bd. 74, p. 1344.

2) Kihlmann, Stenström, l. c. Die Knospenschuppen u. s. w. sind überhaupt nicht auf Verhinderung der Abkühlung, sondern auf Schutz gegen Transpiration und gegen andere Unbilden berechnet. Vgl. auch Grüss, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 23, p. 669.

3) Näheres über Schutzmittel gegen Gefrieren und Erfrieren bei H. Müller-Thurgau, Landwirthschaftl. Jahrb. 1886, Bd. 15, p. 538; H. R. Göppert, Ueber das Gefrieren, Erfrieren d. Pflanze etc. 1883, p. 67; A. B. Frank, Krankheiten der Pflanze II. Aufl., 1895, Bd. I, p. 214.

4) Vgl. Göppert 1830, l. c. p. 230; Boussingault, Agronom., Chim. agricole et Physiol. 1862, Bd. 2, p. 384.

5) Näheres bei Müller-Thurgau, l. c. p. 555.

6) Ebenso ist die näher orientirende Literatur citirt. Ueber frostharte Rassen vgl. Noll, Landwirth. Jahrbüch. 1885, p. 708. Ueber Pollenkörner P. Rittinghaus, Verhandlg. d. naturw. Vereins d. Rheinlande Jahrg. 43, 5. Folge, Bd. 3, p. 164.

sollen hier noch einige Belege für die Resistenz der turgescenten Algen und Pilze mitgetheilt werden.

Algen. — Schon die Flechten führen uns Algen und Pilze vor, welche in der Natur die höchste Kälte aushalten. Das thut ebenso die Alge des rothen Schnees, Sphaerella nivalis, die in einem Versuche von Göppert[1]) durch — 36 C. nicht geschädigt wurde. Ferner blieben Diatomeen lebendig, als sie von Schuhmann[2]) auf — 20 C., von Pictet[3]) auf — 200 C. abgekühlt wurden. Es dürfte also durch die ungleiche Resistenz der verschiedenen Arten bedingt sein, dass Ewart[4]) eine Tödtung von Diatomeen bei — 8 bis — 10 C. beobachtete. Sicherlich vertragen unsere gewöhnlichen Arten von Spirogyra, Cladophora, Vaucheria u. s. w. in ihrem vegetativen Zustand keine sehr niedrigen Temperaturen. Jedoch halten manche ein Einfrieren in Eis aus, während andere möglicherweise durch das Gefrieren stets getödtet werden[5]). Es wurde schon (II, p. 302) darauf hingewiesen, dass gewisse Algen trotz ihres niedrigen Minimums leicht erfrieren, und vielleicht leben in warmen Meeren Pflanzen, die schon über Null leicht zu Grunde gehen.

Pilze. — Abgesehen von den Pilzen in den Flechten, widerstehen auch die ausdauernden Polyporus-Arten der grössten Winterkälte, während verschiedene Hutpilze ziemlich leicht erfrieren[6]). Augenscheinlich sind aber die Sporen der Hutpilze sowie der Schimmelpilze sehr widerstandsfähig, und nach Chodat[7]) werden die Sporen von Mucor mucedo durch — 110 C. nicht getödtet. Falls, wie es Chodat angiebt, auch das Mycelium dieses Pilzes diese niedrige Temperatur aushält, kommt ihm eine höhere Resistenz zu, als den Hyphen von Penicillium, Botrytis, die nach H. Hoffmann[8]) ziemlich leicht erfrieren. Ferner verträgt das Plasmodium von Aethalium und anderen Myxomyceten keine grosse Kälte[9]) und kleine Amöben scheinen nach Molisch[10]) durch Eisbildung in dem Protoplasma stets getödtet zu werden.

Dagegen sind alle bis dahin untersuchten Bacterien so resistent, dass sie auch im wachsthumsthätigen Zustand in der Natur durch die Kälte nicht getödtet werden. Nur bei sehr langer Dauer der Kältewirkung wurde bei einigen Arten ein Absterben gefunden[11]). Auch ist in den Versuchen, in welchen zum Theil einige Stunden lang bis — 200 C. abgekühlt wurde, weder eine Tödtung der Sporen, noch der vegetativen Zellen beobachtet worden[12]). Jedoch fanden R. Pictet

1) Göppert, Bot. Ztg. 1875, p. 615.

2) Citirt nach Göppert, Bot. Ztg. 1875, p. 615.

3) R. Pictet, Archiv. d. scienc. physiqu. et naturell. d. Genève 1893, III. sér., Bd. 30, p. 311.

4) A. Ewart, Annals of Botany 1898, Bd. 12, p. 366.

5) Lit.: A. Ewart, l. c.; W. Went u. G. S. Went, Annals of Bot. 1898, Bd. 12, p. 33; Molisch, Das Erfrieren d. Pflanzen 1897, p. 21.

6) Vgl. J. Schmitz, Linnaea 1843, Bd. 17, p. 445; Fries, Annal. d. scienc. naturell. 1859, IV. sér., Bd. 12, p. 304; Göppert, Bot. Ztg. 1875, p. 614; Gefrieren, Erfrieren d. Pflanzen etc. 1883, p. 57.

7) M. R. Chodat, Bullet. d. l'Herbier Boissier 1896, Bd. 4, p. 894.

8) H. Hoffmann, Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 321. Vgl. auch Molisch, Das Erfrieren d. Pflanzen 1897, p. 18.

9) Kühne, Unters. ü. d. Protoplasma 1864, p. 88.

10) Molisch, l. c. p. 17.

11) Vgl. die Literatur bei Flügge, Mikroorganismen III. Aufl., 1896, Bd. I, p. 440.

12) E. Schuhmacher, Sitzungsb. der Wiener Akad. 1874, Bd. 70, Abth. I, p. 177 (—113 C. mit Aether u. fester Kohlensäure); A. Frisch, ebenda 1880, Bd. 80, III, p. 77;

und E. Yung[1]) Micrococcus luteus und die vegetativen Zellen von Bacillus anthracis abgestorben, nachdem die Nährflüssigkeit 108 Stunden auf — 70 und dann weitere 20 Stunden auf — 130 C. abgekühlt gewesen war, während unter diesen Umständen die Sporen von Bacillus anthracis, subtilis, ulna nicht gelitten hatten.

Für **Hefezellen** wurde von Schumacher (l. c. p. 173) eine theilweise Tödtung bei — 113,7 C. beobachtet. Ferner fand Melsens[2]), dass durch längeren Aufenthalt in — 91 C. die Gährwirkung verlangsamt wurde, die nach Pictet und Yung[3]) ganz erloschen war, als die Hefezellen 108 Stunden bei — 70 C. und weitere 20 Stunden bei — 130 verweilt hatten. Nach Pictet (l. c. 1893, p. 312) sollen aber durch die tiefsten Temperaturen nicht nur das wirksame Enzym der Hefe, sondern auch die wirksamen Stoffe in den giftigen Bacterien zersetzt werden.

§ 67. Eisbildung in der Pflanze.

Bei genügender Abkühlung wird, wie schon (II, p. 297) bemerkt, in der Pflanze Eis[4]) gebildet, das häufig in direct sichtbaren Massen auftritt, dessen Entstehung und Existenz aber auch durch die Sprödigkeit der steif gefrorenen Pflanze, sowie durch den Gang der Temperatur bei dem Gefrieren und dem Aufthauen der Pflanze angezeigt wird. Da aber die Pflanzensäfte wässerige Lösungen sind, so liegt der Gefrierpunct unter Null, und zudem ist eine mehr oder minder ansehnliche Unterkühlung nöthig, um in der Pflanze die Eisbildung einzuleiten.

Bei dem Gefrieren wird das Eis zumeist nicht im Innern, sondern ausserhalb der Zellen gebildet. Demgemäss findet man in gefrorenen Geweben das Eis zwischen den Zellen, also in den präexistirenden Intercellularen oder in Räumen, die von den wachsenden Eismassen durch Auseinanderdrängung oder Zerreissung von Zellen erweitert oder geschaffen wurden. Mit zunehmender Eisbildung wird dann bei manchen Pflanzen eine Zersprengung der peripherischen Gewebe erzielt und damit ein Riss hergestellt, aus welchem Eismassen hervortreten[5]). Analog wie in den Intercellularen bilden sich Eiskrystalle und

R. Pictet, Archiv. d. scienc. phys. et naturell. d. Genève 1893, III. sér., Bd. 30, p. 311 (bis — 200 C.); Dewar and Mc Kendrick, Royal Inst. Proc. 1892, Bd. 13, p. 699 (— 182 C.); J. Meyer, Centralbl. f. Bacteriol. I. Abth., 1900, Bd. 28, p. 594 und die an diesen Stellen citirte Lit.

1) R. Pictet und E. Yung, Compt. rend. 1884, Bd. 98, p. 747.

2) Melsens, Compt. rend. 1870, Bd. 70, p. 631.

3) R. Pictet und E. Yung, l. c. p. 748; Pictet, l. c. 1893, p. 312.

4) Gegenüber Hunter u. Anderen, welche die Entstehung von Eis in der Pflanze leugneten, wurde dessen Bildung im Pflanzenkörper festgestellt von Schübler und seinen Schülern (1823, 1826). Vgl. Göppert, Wärmeentwickelung i. d. Pflanzen 1830, p. 138, 160.

5) Vgl. Prillieux, Annal. d. scienc. naturell. 1869, V. sér., Bd. 12, p. 129. Ausserdem können sich auch Eismassen in anderweitig entstandenen Rissen bilden und sammeln. Es sei nur beiläufig erwähnt, dass in manchen Fällen bis 1 cm hohe, kammartig hervorragende Massen von Eis beobachtet wurden. Lit. bei Caspary, Bot. Ztg. 1854, p. 665; Sachs, Bericht. d. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. z. Leipzig 1860, Bd. 12, p. 10; Ch. Bay, Botanic. Gazette 1894, Bd. 19, p. 321.

Eismassen auch auf der Schnittfläche saftiger Pflanzentheile, also z. B. dann, wenn Stücke einer Rübe, eines Kürbisses u. s. w. im feuchten Raum zum Gefrieren gebracht werden.

Die Eisbildung wurde vornehmlich von Sachs (l. c.), Prillieux (l. c.), H. Müller-Thurgau[1]) und Molisch[2]) verfolgt. Die beiden zuletzt genannten Forscher studirten den Vorgang auch unter dem Mikroskope, indem sie dasselbe in einem doppelwandigen Metallkasten hielten, dessen Wandungsraum mit einer Kältemischung beschickt wurde[3]).

Im allgemeinen scheint in einem saftigen Gewebe das Eis zunächst in den Intercellularen zu entstehen, während es im Holze, in welchem die Intercellularen zurücktreten, in den todten trachealen Elementen aufzutreten pflegt[4]). Es ist übrigens einleuchtend, dass z. B. die in einem Intercellularraum gebildete Eismasse durch ihre Vergrösserung ähnlich wie ein Keil wirkt, also Zellen und Gewebe mit grosser Energie auseinandertreibt. Diese Eisbildung und Gewebetrennung wird in Folge der bestimmten anatomischen Anordnung in jedem Falle in einer specifischen Weise vor sich gehen[5]). Offenbar ist es also in den gefrierenden, aber nicht erfrierenden Pflanzentheilen durch den Bau erreicht, dass durch die Eisbildung keine allzu nachtheiligen Zerreissungen eintreten. Von den mannigfachen Eigenheiten sei hier nur kurz erwähnt, dass sich nach Prillieux in dem Stengel der Labiaten vielfach unter der Epidermis 4 Eismassen bilden, die durch das festere collenchymatische Gewebe der Stengelkanten von einander getrennt sind. Im Stengel von Senecio crassifolius treten unter der Epidermis gewöhnlich 5 einzelne Eismassen auf; im Stengel verschiedener Scrophularineen bildet sich häufig ein Ringmantel aus Eis unter der Oberhaut. Im Blattstiel von Cynara scolymus (Fig. 31) entstehen gleichfalls Eismassen unter der Epidermis. Ausserdem zerreisst das Innengewebe, so dass jeder Fibrovasalstrang von einer Parenchymmasse umschlossen ist, aus welcher Eisnadeln in die luftführenden Räume hervorragen. Da die Trennung in der Regel in der Richtung des geringsten Widerstandes erfolgen wird, so ist es begreiflich, dass sich reihenförmig angeordnete Zellen häufig in Richtung dieser Reihen von einander trennen. Auch ist es leicht zu verstehen, warum bei vielen Pflanzen der herbstliche Blattfall durch ein Gefrieren sehr beschleunigt wird (II, § 62).



Fig. 31. Querschnitt eines langsam gefrorenen (und erfrorenen) Blattstiels von Cynara scolymus. (Nach Sachs.) *e* Epidermis; *g* Parenchym, innerhalb dessen die Fibrovasalstränge liegen, die von Eisnadeln umgeben sind. Auf dem Parenchym haben sich die Eismassen *K* gebildet, welche in die schwarz gehaltenen Hohlräume ragen.

Es genügt hier der Hinweis, dass die durch die Eisbildung erweiterten oder erzeugten Hohlräume bei dem Aufthauen wieder theilweise oder auch gänzlich

1) H. Müller-Thurgau, Landwirth. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 134 und 1886, Bd. 15, p. 453.

2) H. Molisch, Unters. ü. d. Erfrieren d. Pflanzen 1897.

3) Am zweckmässigsten ist der von Molisch angewandte Apparat. Vgl. über solche Beobachtungen auch Klemm, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 28, p. 642.

4) H. Müller-Thurgau 1886, l. c. p. 481.

5) Näheres bei Prillieux u. in den übrigen citirten Arbeiten. Vgl. ferner Frank. Krankheit. der Pflanzen II. Aufl., 1894, Bd. I, p. 178; M. Dalmer, Flora 1895, p. 437; Ludwig, Botan. Centralbl. 1899, Bd. 80, p. 405.

ausgeglichen werden, während sie erhalten bleiben, wenn man das gefrorene Stück in kalten Alkohol bringt und in diesem aufthauen lässt. — Ebenso sei nur beiläufig erwähnt, dass das Eis der Regel nach aus Nadeln oder Säulen besteht, die senkrecht gegen die Ansatzstelle gerichtet sind und die sich zu grösseren Massen vereinen können. (Näheres bei Müller, Sachs u. s. w. l. c.)

Die erwähnten Thatsachen sind völlig verständlich, wenn, wie es der Fall ist, die Eisbildung leichter ausserhalb, als innerhalb der Zelle stattfindet. Ausserhalb der Zelle muss, wie es zuerst Sachs (l. c. p. 12) betonte, die dünne Wasserschicht gefrieren, welche die Zellwand gegen den dampfgesättigten Intercellularraum überzieht. Eine solche Eisbildung wirkt wie eine Wasserentziehung, und demgemäss wird zur Wiederherstellung des Gleichgewichtes aus dem Zellinnern Wasser nachströmen, das wiederum erstarrt. Bis zu einem gewissen Grade liegt also ein analoger Process vor, wie bei der Entstehung und dem Wachsthum von Eisnadeln oder Eismassen auf einem feuchten Boden oder auf einem wasserdurchtränkten Gipspfropf[1]. Ebenso wie der Boden wird mit der fortschreitenden Eisbildung auch die Zelle (das Gewebe) wasserärmer, während gleichzeitig der Zellsaft in entsprechendem Maasse an Concentration zunimmt. Denn die gelösten Stoffe werden in dem (lebendigen) Protoplasten zurückgehalten (I, § 16), und demgemäss ist das gebildete Eis fast reines Wasser[2].

Das Gesagte gilt ebenso für den Fall, dass die gefrierenden Zellen in Wasser liegen. Das erhebliche Schrumpfen, das unter diesen Umständen z. B. an dem Faden einer Spirogyra[3] beobachtet wird, tritt ebenso (wie auch bei dem Welken) an den in der Luft gefrierenden Zellen ein, sofern es nicht durch die Starrheit der Zellwand unmöglich gemacht ist (II, Kap. 4). Da aber die Form- und Dimensionsänderungen in dem Gewebe von verschiedenen Umständen abhängen (II, § 17), so ist es begreiflich, dass bei dem Gefrieren zum Theil eine Abnahme, zum Theil eine Zunahme des Volumens bezw. der Länge oder der Dicke eines Organes beobachtet wird[4]. Es ist auch bereits darauf hingewiesen, dass die Eisbildung Bewegungsvorgänge verursachen kann, indem sie eine Erschlaffung oder eine ungleiche Dimensionsänderung in den antagonistischen Geweben hervorruft (II, § 19).

Ebenso wie bei dem Gefrieren einer Salzlösung ist auch bei dem Gefrieren der Pflanze (bei intracellularer und extracellularer Eisbildung) der Gleichgewichtszustand hergestellt, nachdem eine bestimmte Menge Eis gebildet ist. Diese

1) Vgl. hierüber O. Lehmann, Molecularphysik 1888, Bd. I, p. 347. Mit diesem Vorgang haben auch bereits Le Conte, Mohl und Sachs (l. c. p. 6) die Eisbildung in der Pflanze verglichen.

2) Nach Sachs (Lehrb. IV. Aufl., p. 703) enthielt das an der Schnittfläche der Blattstiele der Artischoke, nach H. Müller (1880, l. c. p. 143) das an der Schnittfläche der Runkelrübe gesammelte Eis ungefähr 1 pro Mille an festen Bestandtheilen. Dieser geringe Gehalt an festen Stoffen kann aber nur durch eingeschlossene Mutterlauge etc. bedingt sein, da das in einer Salzlösung gebildete Eis reines Wasser ist. Vgl. Ostwald, Lehrb. d. allgem. Chem. 1891, Bd. I, p. 742.

3) Molisch, Das Erfrieren d. Pflanzen 1897, p. 22.

4) Einige Thatsachen bei Sachs, Bericht. ü. d. Verhandl. d. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. 1860, Bd. 12, p. 21; H. Müller-Thurgau, Landw. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 188.

Eismenge wird dann durch die Erniedrigung der Temperatur vermehrt, durch die Erhöhung der Temperatur vermindert, wie das auch H. Müller (1880, l. c. p. 180) beobachtete, als er gefrorene Pflanzen aus — 10 C. in — 2 C. brachte. Da aber der Salzgehalt nur eine mässige Erniedrigung des Gefrierpunctes bewirkt[1]), so wird in den Pflanzen gewöhnlich schon bei — 3 bis — 8 C. mehr als die Hälfte des Wassers in Eis verwandelt. So enthielten nach H. Müller[2]) 100 gr eines bei — 4,5 C. gefrorenen Apfels 53 gr Eis, d. h. es waren von dem im turgescenten Zustand vorhandenen Wasser bei — 4,5 C. 63,8 Proc., bei — 15,2 C. aber 79,3 Proc. gefroren. Bei sehr niedriger Temperatur, z. B. bei — 60 bis — 100 C. dürfte somit in der Zelle ein flüssiger Inhalt nicht mehr zu bemerken sein. Jedoch ist auch bei einer so tiefen Temperatur sicherlich nicht derjenige Theil des Imbibitionswassers gefroren, der mit grosser Energie festgehalten (adsorbirt) ist (vgl. I, § 12).

Diese allgemeinen Betrachtungen gelten auch für den Fall, dass Eis in dem Innern der Zelle entsteht. Eine solche intracellulare Eisbildung ist in der That durch Göppert[3]), H. Müller[4]) und Molisch[5]) nachgewiesen. Nach Molisch (l. c. p. 18) tritt z. B. in dem in die Luft ragenden Fruchtträger von Phycomyces nitens bei — 17 C. (ohne eine extracellulare Eisbildung) das Gefrieren ein, während in den Epidermiszellen der Blätter von Tradescantia discolor (l. c. p. 27) bei — 4 C. Eis entsteht, wenn die in Wasser liegenden Schnitte gefrieren. Bei genügender Erniedrigung der Temperatur muss ja schliesslich in jeder Zelle Eis gebildet werden, sofern nicht durch die extracellulare Eisbildung, bezw. durch die auf diese Weise erzielte Wasserentziehung, der Zellinhalt durch die zunehmende Concentration und endlich durch das Austrocknen vor dem Gefrieren bewahrt wird. Da nun aber die extracellulare Eisbildung, die Ueberkältung u. s. w. Factoren sind, die je nach der Pflanze und den obwaltenden Verhältnissen einen anderen Werth haben, so ist es begreiflich, dass die intracellulare Eisbildung nicht in jedem Falle und nicht unter allen Umständen beobachtet wird. Möglicherweise begünstigt schon eine plötzliche Abkühlung die intracellulare Eisbildung. Jedoch ist nicht zu vergessen, dass ein schneller Wasseraustritt aus der Zelle möglich ist und dann stattfindet, wenn nach einer Ueberkältung in kurzer Zeit (II, p. 312) eine ansehnliche Eismenge ausserhalb der Zelle entsteht.

Ist reichlich Zellsaft vorhanden, so wird vermuthlich in diesem das Eis

---

1) Vgl. II, p. 312. Für die 1,01 proc. KNO_3-Lösung, sowie für die hiermit isosmotischen Lösungen beträgt die Gefrierpunctserniedrigung — 0,308 C., für die 10,1 proc. Lösung — 3,08 C. u. s. w.

2) H. Müller-Thurgau, Landw. Jahrb. 1886, Bd. 15, p. 472. In der Kartoffel wurden bei — 5 C. sogar 77,2 Proc. des Wassergehaltes in Eis verwandelt. — In methodischer Hinsicht sei nur bemerkt, dass (l. c. p. 469) auf die Eismenge aus der Wärmetönung geschlossen wurde, die sich ergiebt, wenn das eine Mal eine ungefrorene, das andere Mal eine gefrorene Kartoffel in Wasser von bekannter Temperatur gebracht wird. Ausserdem (l. c. p. 473) lässt sich die Eismenge auch annähernd aus dem Temperaturgang beim Gefrieren ermitteln.

3) Göppert, Wärmeentwickelung i. d. Pflanzen 1830, p. 26; Regel's Gartenflora 1879, p. 260.

4) H. Müller-Thurgau, Landw. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 184.

5) H. Molisch, Das Erfrieren d. Pflanzen 1897, p. 16.

auftreten. Indess zeigen die Plasmodien[1]) und die Amöben[2]), dass das Protoplasma ebenso gut gefrieren kann, wie eine todte colloidale Masse. Wenn in diesen Pflanzen mit der Eisbildung die Tödtung verknüpft ist, so ist damit nicht gesagt, dass dieses stets der Fall sein muss, wenn das Protoplasma gefriert. Uebrigens ist noch nicht untersucht, ob die Pflanzen, welche das Gefrieren ertragen, auch eine intracellulare Eisbildung aushalten. Aus der Resistenz gegen eine sehr niedrige Temperatur kann man nicht ohne weiteres einen Schluss ziehen, da man zunächst nicht weiss, ob nicht die intracellulare Eisbildung durch die schon erwähnte Wasserentziehung vermieden wird. Es ist desshalb auch noch fraglich, ob sich in Bacterien Eis bildet, wenn diese im turgescenten Zustand einer sehr niedrigen Temperatur ausgesetzt werden.

Für die Pflanze ist es von wesentlicher Bedeutung, dass Eis erst nach einer gewissen Ueberschreitung des Gefrierpunctes, also nach einer gewissen Unterkühlung (Ueberkältung) entsteht. Denn auf diese Weise vermögen eine gewisse Abkühlung unter den Gefrierpunct auch solche Pflanzen zu ertragen, die durch die Eisbildung getödtet werden (II, p. 298). Dass in der That der Ueberkältungspunct zum Theil erheblich tiefer liegt, als der Gefrierpunct, ergiebt sich aus folgenden Beispielen, in welchen nach H. Müller[3]) jedesmal zunächst der Gefrierpunct und darauf eingeklammert der Ueberkältungspunct angegeben sind: Kartoffelknolle — 1,0 bis — 1,6 C. (— 2,8 bis — 5,6 C.); Apfel und Birne — 1,4 bis — 1,9 C. (— 2,1 bis — 5,2 C.); Weintraube — 3,1 C. (— 6,8 bis — 7,8 C.); Labellum der Blüthe von Phajus grandifolius — 0,58 C. (— 6,0 C.); Laubblätter von Phaseolus vulgaris — 0,8 bis — 1,1 C. (— 5,3 bis — 6,3 C.); Sempervivum tabulaeforme — 0,55 C. (— 6,48 C.).

Wie man aus diesen Zahlenwerthen ersieht, bestehen keine einfachen Beziehungen zwischen Gefrierpunct und Ueberkältungspunct. Es war dieses auch zu erwarten, da die Ueberkältung nicht von der Concentration des Zellsaftes, sondern zunächst von anderen Umständen abhängt, die auch nach der Tödtung fortbestehen, da durch diese nach H. Müller (l. c. p. 494) die Ueberkältung nur wenig oder auch gar nicht herabgesetzt wird.

Der Gefrierpunct der Pflanze wird zwar in erster Linie durch den Gefrierpunct (den osmotischen Werth) der Säfte bestimmt, jedoch ein wenig auch durch die in der lebenden Pflanze bestehenden Bedingungen beeinflusst, wie sich daraus ergiebt, dass dem ausgepressten Saft und ebenso den getödteten Pflanzen ein etwas geringerer Gefrierpunct zukommt, als den lebenden Objecten[4]). In der lebenden Pflanze ist also der Gefrierpunct ebenso gut wie die osmotische Leistung (I, p. 121) veränderlich, und es ist einleuchtend, dass ebenso wie durch die Eisbildung auch durch das Welken der Pflanze eine Concentration der Säfte

---

1) Kühne, Unters. ü. d. Protoplasma 1864, p. 88.

2) H. Molisch, l. c. p. 17.

3) H. Müller-Thurgau, Landwirthschaftl. Jahrb. 1886, Bd. 15, p. 490. Nach Molisch (l. c. p. 18) tritt in dem Fruchtträger von Phycomyces nitens bei — 17 C., aber nicht bei — 12 C. Gefrieren ein. — In den Tracheiden von Taxus beobachteten H. Dixon und H. Joly (Annals of Botan. 1895, Bd. 9, p. 403) bei — 10 bis — 11 C. Eisbildung.

4) H. Müller, l. c. p. 478. Eine lebende Kartoffel ergab z. B. einen Gefrierpunct von — 0,98 C., nach der Tödtung aber von — 0,55 C.

und damit eine Erniedrigung des Gefrierpunctes verursacht wird (H. Müller, l. c. p. 493). In den von H. Müller (l. c.) untersuchten turgescenten Pflanzen lag der Gefrierpunct zwischen — 0,15 und — 8,0 C.; bei den meisten saftigen Pflanzen bewegt sich aber der Gefrierpunct zwischen — 1 und — 2 C.

Beginnt nach der Unterkühlung die Eisbildung, so wird durch diese Wärme producirt, und der Pflanzentheil stellt sich demgemäss nach bekannten physikalischen Gesetzen (sofern die erzeugte Wärme ausreicht) auf den Gefrierpunct ein. Da nun factisch die Temperatur des Pflanzenkörpers nach Beginn der Eisbildung schnell steigt, so folgt schon daraus, dass die Bildung des Eises (analog wie in einer unterkühlten Lösung) schnell von statten geht. Desshalb begreift man auch, dass zwei Thermometer, die in eine Kartoffel an zwei verschiedenen Stellen eingesenkt waren, annähernd dieselbe Temperaturbewegung anzeigten, obgleich die Eisbildung offenbar von einem oder von einigen Puncten aus begonnen hatte (Müller, l. c.).

Demgemäss muss durch eine locale Eisbildung (analog wie durch die Gegenwart eines Eisstückchens im Wasser) die Unterkühlung verhindert werden können. Offenbar wird es auf solche Weise, d. h. dadurch, dass sich in dem ausgetretenen Saft leicht Eis bildet, bewirkt, dass die geschälte Kartoffel schon bei — 1 C., also ohne Unterkühlung gefriert (vgl. II, p. 298). Ferner kann man durch eine schnelle Abkühlung eines dickeren Pflanzentheiles erreichen, dass sich in der Peripherie Eis bildet, wenn die Temperatur des Innern noch nicht auf den Gefrierpunct gesunken ist. So ist es zu verstehen, dass in den Versuchen H. Müller's das in das Innere einer dicken Runkelrübe eingesetzte Thermometer eine Eisbildung ohne Unterkühlung anzeigte, die aber dann eintrat, wenn die Rübe sehr langsam abgekühlt wurde[1]).

Zur Ermittlung des Temperaturganges in gefrierenden Pflanzentheilen umwickelte H. Müller[2]) das Quecksilbergefäss eines empfindlichen Thermometers mit Blättern u. s. w., oder senkte das Quecksilbergefäss in Bohrlöcher von Kartoffeln, Rüben u. s. w. ein. Die so hergerichteten Objecte wurden dann derart in einen nach dem Princip der Eisschränke construirten Kälteschrank gebracht, dass die abzulesende Scala des Thermometers hervorsah. In einem mit der Kartoffel angestellten Versuch (1880, l. c. p. 169) hatte die Luft im Kälteraum eine Temperatur von — 4,0 bis — 4,5 C. In diesem Raum sank nach den Angaben des in die Knolle eingesenkten Thermometers die Temperatur der Knolle zwischen 3 und 4 Uhr von + 15 C. auf — 0,1 C. Nachdem um 4 Uhr 50 Min. mit — 3,2 C. das Unterkühlungsmaximum erreicht war, begann die Eisbildung und das Thermometer stieg infolgedessen bis 5 Uhr 15 Min. auf — 0,8 C., blieb auf diesem Gefrierpunct bis 6 Uhr 15 Min. stehen, um dann langsam zu fallen. Durch das längere Verharren auf — 0,8 C. wird also die Lage des Gefrierpunctes markirt. Ebenso verharrt die Temperatur der geschälten Kartoffel, in der sich

1) H. Müller-Thurgau, Landwirth. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 176; 1886, Bd. 15, p. 488.

2) H. Müller-Thurgau 1880, l. c. p. 156, 168; 1886, l. c. p. 470. — Die in der Botanik längst klar gestellten Verhältnisse des Ueberkältens, Gefrierens und Erfrierens scheint P. Bachmetjew (Zeitschr. f. wiss. Zool. 1899, Bd. 66, p. 521) nicht zu kennen, der in seinen Untersuchungen über das Gefrieren und Erfrieren der Insekten in principieller Hinsicht nichts Neues bringt.

ohne Unterkühlung Eis bildet (II, p. 298), längere Zeit auf dem Gefrierpunct, um sich fernerhin weiter abzukühlen. Nach dem oben Gesagten ist es auch verständlich, dass nach H. Müller in dem Epheublatt die Wärmeentwickelung durch die Eisbildung nicht ausreichte, um das Blatt und die Thermometerkugel von dem Unterkühlungspunct (— 3,45 C.) auf den Gefrierpunct zu erwärmen, der nach anderweitigen Ermittlungen um — 1,5 C. liegt. Warum sich der Gefrierpunct der Pflanzen nicht gut durch die Aufthaumethode bestimmen lässt, ist von H. Müller (1880, l. c. p. 177) erörtert.

Bei H. Müller (1886, l. c. p. 473) ist auch dargethan, wie sich aus dem Temperaturgang beim Gefrieren annähernd der Verlauf der Eisbildung ermitteln lässt. Wie zu erwarten, wird diese Eisbildung nach der Ueberschreitung des Unterkühlungsmaximums zunächst beschleunigt, um dann bis zur Einstellung auf den Gefrierpunct verlangsamt zu werden. Auch während die Pflanze auf dem Gefrierpunct verharrt, und während sie ferner allmählich tiefer abgekühlt wird, geht die Eisbildung langsamer von statten. In einem Versuche mit einem Kohlrabiblatt fand z. B. H. Müller (l. c. p. 476), dass der kritische Unterkühlungspunct bei — 4,4 C. lag. Nunmehr stellte sich das Blatt in $4^1/_2$ Minuten auf den Gefrierpunct (— 1,2 C.) ein und in dieser Zeit wurden in 100 gr Blattsubstanz 6,69 g Eis gebildet. In den folgenden 3 Minuten, in welchen das Blatt auf dem Gefrierpunct verharrte, wurden weitere 2,25 gr Wasser in Eis übergeführt. Von da ab kühlte sich das Blatt im Verlaufe von 56 Minuten allmählich auf — 4,3 C. ab, und während dieser Zeit entstanden weitere 32,4 gr Eis, so dass bei Beendigung des Versuches 100 gr Blattmasse 41,3 gr Eis enthielten.

Aus diesen und anderen Erfahrungen ist zu ersehen, dass sich in der unterkühlten Pflanze die Eisbildung nicht so stürmisch vollzieht, wie in einer unterkühlten Lösung. Auch demonstriren Blätter, in denen sich die Eisbildung von einzelnen, zunächst gefrierenden Puncten ausbreitet, dass diese Ausbreitung nicht immer sehr schnell von statten geht. Es soll hier nicht näher dargelegt werden, dass ein derartiges Verhalten sehr wohl zu verstehen ist, auch dann, wenn es sich um eine extracellulare Eisbildung handelt. Ob das ausserhalb der Zelle befindliche Eis das Gefrieren des unterkühlten Zellsaftes veranlasst, ist zwar wahrscheinlich, aber ebensowenig entschieden, wie die analoge Frage, ob ein Kryställchen durch eine semipermeable Membran hindurch das Auskrystallisiren der übersättigten Lösung desselben Stoffes bewirkt (vgl. I, p. 465, 474).

Erniedrigung des Gefrierpunctes. Da für diese Erniedrigung die gleiche Relation gilt, wie für die osmotische Leistung (I, p. 126), so lässt sich aus der Tabelle in Bd. I, p. 129 auch für verschiedene Salzlösungen die Depression des Gefrierpunctes ableiten, wenn man beachtet, dass eine 1,01 proc. Kaliumnitratlösung (0,1 Moleculargewicht in 1 Liter) bei — 0,308 C. gefriert[1]) und dass mit der Concentration die osmotische Leistung und die Erniedrigung des Gefrierpunctes in demselben Verhältniss zunehmen. Durch concentrirte Lösungen colloidaler Körper wird also der Gefrierpunct nur wenig erniedrigt, und thatsächlich wird z. B. in einer 10proc. Gelatinemasse Eis schon bei einer geringen Senkung der Temperatur unter Null gebildet[2]).

---

1) Vgl. z. B. Ostwald, Lehrb. d. allgem. Chem. II. Aufl., 1891, Bd. 1, p. 752. — Da eine 1,01 proc. Lösung von Kaliumnitrat einen osmotischen Druck von 3,5 Atmosphären entwickelt, so entspricht also einem osmotischen Druck von 1 Atmosphäre eine Gefrierpunctserniedrigung um — 0,088 C.

2) Siehe z. B. Guthrie, Philosoph. Magazine 1876, V. ser., Bd. 2, p. 211; A. Sabanejew u. N. Alexandrow, Zeitschr. f. physikal. Chem. 1892, Bd. 9, p. 88.

Ist also die Turgorenergie einer Zelle isosmotisch mit einer 1 proc., bezw. einer 3 proc. Kaliumnitratlösung, so kommt dieserhalb dem Zellsaft ein Gefrierpunct von ca. — 0,3 bezw. — 0,9 C. zu. Dass aber der Gefrierpunct der lebenden Zelle factisch etwas tiefer liegt (II, p. 310), ist wenigstens im allgemeinen als eine Folge der Oberflächenenergie (Capillarität, Imbibition), des osmotischen Druckes etc. verständlich. Da bei der Compression des Wassers durch den Druck von einer Atmosphäre der Gefrierpunct nur um 0,0075 C. sinkt[1]), so wird die Compression durch einen osmotischen Druck von 3,5, bezw. von 10,5 Atmosphären[2]) den Gefrierpunct nur um — 0,025 bezw. — 0,075 C. erniedrigen. Ferner wird der Gefrierpunct durch die Oberflächenenergie ebenso gut deprimirt wie die Dampfspannung (vgl. I, p. 144 Anmerk.). Nach Mousson[3]) wird in einer Capillare von 0,4 mm Durchmesser der Gefrierpunct des Wassers um 0,1 bis 0,2 C. erniedrigt, und ferner wurde von H. Müller-Thurgau (1880, l. c. p. 146) für nasses Filtrirpapier ein Gefrierpunct von — 0,1 C. gefunden. Also selbst dann, wenn die Zellhaut mit reinem Wasser imbibirt sein sollte, würde die extracellulare Eisbildung (bei Ausschluss von Ueberkältung) erst unter Null beginnen. Mit der Tödtung treten aber in Folge der Mischung der Säfte, der Injection der Intercellularen etc. Veränderungen ein, die es begreiflich machen, dass der Gefrierpunct modificirt wird, und zwar scheint der Gefrierpunct der todten Pflanzen annähernd mit dem Gefrierpunct des ausgepressten Saftes übereinzustimmen.

Eine Unterkühlung tritt in Wasser und in Salzlösungen stets ein, wenn die Berührung mit Eis oder eine locale Eisbildung vermieden sind, und ist besonders in Capillaren leicht zu beobachten. So fand Mousson (l. c.), dass Wasser in einer Capillare von 0,4 mm Durchmesser bei — 7 bis — 10 C. noch nicht gefror, und Dufour[4]) constatirte, dass Wassertropfen von einigen Millimeter Durchmesser, die in einem Gemisch (von gleichem specifischen Gewicht) aus Mandelöl und Chloroform frei schwebten, noch bei — 8 bis — 12 C. flüssig blieben, bei Berührung mit Eis aber sogleich erstarrten. Diese Unterkühlungen sind also ansehnlicher als in den meisten Pflanzen, deren Verhalten u. a. auch durch einen Versuch H. Müller's (1880, l. c. p. 146) versinnlicht wird. Als dieser nämlich das Quecksilbergefäss des Thermometers anstatt mit einem lebenden Blatte, mit nassem Fliesspapier umwickelte und in den Kältekasten brachte, beobachtete er ebenfalls, dass die Temperatur zunächst auf — 3 bis — 4 C. fiel, um dann, in Folge der Eisbildung, plötzlich auf den Gefrierpunct (— 0,1 C.) zu steigen. Da zudem in todten Pflanzen eine ähnliche Unterkühlung eintritt, wie in den lebenden Objecten (II, p. 310), so handelt es sich bei der Ueberkältung um ein physikalisches Phänomen, das durch die im vitalen Zustand bestehenden Bedingungen nicht wesentlich beeinflusst wird. Eine physikalische Behandlung des Problems der Unterkühlung[5]) ist aber nicht unsere Aufgabe, und es genügt der Hinweis, dass, abgesehen von der

1) Clausius, Mechanische Wärmetheorie 1876, p. 174; Lehmann, Molecularphysik 1888, Bd. I, p. 820.

2) Ein solcher Druck wird durch die Lösungen bewirkt, welche mit 1,01 bezw. 3,03 Proc. Kaliumnitrat isosmotisch sind. In den meisten Pflanzen ist der Turgordruck äquivalent mit der Leistung einer 1,5- bis 3 proc. Kaliumnitratlösung. Vgl. I, p. 121.

3) Mousson, Die Physik auf Grundlage d. Erfahrung I. Aufl., 2. Abth., p. 73 und Annal. d. Phys. u. Chem. 1858, Bd. 105, p. 161.

4) Dufour, Annal. d. Physik u. Chemie 1861, Bd. 114, p. 530.

5) Vgl. u. a. Ostwald, l. c. p. 993; Wüllner, Physik IV. Aufl., 1885, Bd. 3, p. 607; G. Tammann, Zeitschr. f. physikal. Chem. 1898, Bd. 25, p. 441; P. Bachmetjew, Zeitschr. f. wiss. Zoologie 1900, Bd. 67, p. 529. — Dass u. a. die schnelle Abkühlung durch locale Eisbildung Einfluss haben kann, ist schon p. 311 erwähnt.

Natur der Flüssigkeit, verschiedene Umstände Einfluss haben können. Uebrigens ist noch nicht ermittelt, ob etwa der Unterkühlungspunct durch die geringe Grösse eines Bacteriums erheblich hinausgeschoben wird, und ferner, ob die Ueberkältung schon durch das ausserhalb der Zelle befindliche Eis vermieden wird (vgl. II, p. 312).

§ 68. Die Ursachen des Erfrierens.

Der irrigen Annahme von Duhamel, Senebier u. A.[1], die Eisbildung bewirke die Zersprengung und hierdurch die Tödtung der Zelle, traten Göppert[2], Sachs[3], Nägeli[4] mit gewichtigen Gründen entgegen. Schon durch die Thatsache, dass viele Pflanzen durch das Gefrieren nicht getödtet werden, dass ferner in der Zelle in der Regel kein Eis entsteht, wird die Unhaltbarkeit jener Ansicht erwiesen. Aber selbst ein Gefrieren des Zellinhaltes würde keine Zersprengung der Zellhaut herbeiführen, da diese vermöge ihrer Dehnbarkeit einer grösseren Inanspruchnahme gewachsen ist, als durch das Gefrieren zu Stande kommt[5]. Werden aber durch die intercellulare Eisbildung u. s. w. einzelne Zellen und Gewebe zerrissen (II, p. 307), so hat das, ebenso wie eine locale Verwundung, keine Tödtung oder nachhaltige Schädigung der Pflanze zur Folge.

Die Schädigung oder Tödtung bei dem Erfrieren beruhen also auf irgend welchen Störungen und Veränderungen im Protoplasten, die sich als directe oder indirecte Folgen der Abkühlung einstellen. Die specifische Eigenschaft der Pflanzen bringt es aber mit sich, dass die Schädigung und Tödtung nicht in allen Fällen durch dieselben Vorgänge und Combinationen herbeigeführt werden. Es ergiebt sich das schon daraus, dass, wie in § 66 und 67 dargelegt ist, 1) gewisse Pflanzen schon über Null, also ohne Gefrieren zu Grunde gehen; 2) bestimmte Pflanzen durch die Eisbildung bei einer Temperatur getödtet werden, die sie ohne das Gefrieren ertragen; 3) andere Pflanzen nur eine gewisse oder auch eine jede beliebige Eisbildung und Temperaturerniedrigung aushalten.

Wie früher (II, § 63, 64) hervorgehoben wurde, geht in einer inframinimalen Temperatur schliesslich eine jede Pflanze zu Grunde, und die zu der Gruppe 1 gehörenden Pflanzen beweisen, dass die Tödtung auch ohne Eisbildung möglich ist. Mit dieser werden aber weitere Factoren wirksam, zu denen die durch die Eisbildung bewirkte Wasserentziehung gehört. Da diese mit der Eisbildung steigt, so müssen bei genügender Erniedrigung der Temperatur alle Pflanzen absterben, die das Austrocknen nicht ertragen (II, § 70). Nun wird

---

1) Literatur bei Göppert, Die Wärmeentwickelung in den Pflanzen 1830, p. 8; Molisch, Das Erfrieren d. Pflanzen 1897, p. 66.

2) Göppert, l. c. p. 25.

3) Sachs, Versuchsstationen 1860, Bd. 2, p. 179; Flora 1862, p. 20.

4) Nägeli, Sitzungsb. d. Bayrisch. Akadem. 1861, I, p. 267.

5) Vgl. II, § 16. Ferner Nägeli, l. c. p. 267; Nägeli u. Schwendener, Mikroskop. II. Aufl., 1877, p. 455. — So lange Flüssigkeit in der Zelle vorhanden ist, wird übrigens eine Drucksteigerung in der Zelle ausgeglichen, da Wasser so lange nach aussen getrieben wird, bis der Gleichgewichtszustand hergestellt ist.

aber bei den meisten Pflanzen schon bei — 3 bis — 8 C. mehr als die Hälfte des Wassers in Eis verwandelt (II, p. 309), und es ist desshalb näher aufzuklären, wie es kommt, dass gewisse nicht austrocknungsfähige Pflanzen — 20 und sogar — 30 bis — 50 C. aushalten (II, p. 297). Falls unter diesen Umständen der flüssige Inhalt gefriert, so wird zunächst in das Auge zu fassen sein, ob das Gefrieren anders wirkt, als das Austrocknen, oder ob die Pflanze in der durch die niedrige Temperatur hergestellten Stimmung befähigt ist, einen grösseren Wasserverlust zu ertragen[1]).

Ohne Frage sterben auch diejenigen Pflanzen, welche die Eisbildung ertragen, mit der Zeit ab, wenn sie dauernd im gefrorenen Zustand, also bei inframinimaler Temperatur gehalten werden. Somit wird nicht in allen Fällen die Tödtung beim Gefrieren durch die Wasserentziehung bewirkt, wie es H. Müller[2]) und H. Molisch[3]) annehmen, die in ungerechtfertigtem Generalisiren alle Erfolge auf einen einzelnen Factor schieben, der in vielen Fällen und unter bestimmten Umständen nachweislich den Tod herbeiführt. Thatsächlich beweisen schon die austrocknungsfähigen Samen, die im gequollenen Zustand leicht erfrieren (II, p. 302), dass mit der Austrocknungsfähigkeit nicht nothwendig eine hohe Resistenz gegen Kälte verknüpft sein muss[4]). Da es sich bei der Ausbildung dieser Eigenschaften um ökologische Anpassungen handelt, so wird vermuthlich das nähere Studium von Pflanzen, die in ihrer tropischen Heimath dem Austrocknen, aber nicht der Kälte ausgesetzt sind, noch weitere Beispiele dafür liefern, dass eine austrocknungsfähige Pflanze schon bei mässiger Kälte erfriert.

Nun suchen allerdings H. Müller und H. Molisch das Verhalten der austrocknungsfähigen Samen durch die Annahme zu erklären, die Tödtung werde durch die plötzliche Eisbildung in der überkälteten Pflanze und die hierdurch verursachte schnelle Wasserentziehung herbeigeführt. So lange diese Hypothese nicht empirisch geprüft ist, lässt sich nicht bestimmt sagen, ob sie zulässig oder unzulässig ist, da unter Umständen der schnelle Wechsel nachtheilig wirkt. Allerdings wird nach den vorliegenden Erfahrungen durch das schnelle Aufthauen und Gefrieren ein schädlicher Einfluss nicht oder doch nur in einem geringen Grade ausgeübt (II, p. 300). Auch ist für die Samen wenigstens das bekannt, dass sie möglichst schnelles Aufquellen und Austrocknen ohne Nachtheil ertragen. Jedenfalls hat aber Müller für die Kartoffel und für die Runkelrübe erwiesen, dass die Tödtung auch dann erfolgt, wenn die Unterkühlung vermieden ist und demgemäss das Gefrieren und die Eisbildung langsam von statten gehen (II, p. 311).

Ob unter den letztgenannten Bedingungen bei der Kartoffel und den sich

---

1) Es ist auch noch zu untersuchen, ob die nicht austrocknungsfähigen Bacterien eine sehr grosse Kälte aushalten.

2) H. Müller-Thurgau, Landwirth. Jahrb. 1886, Bd. 15, p. 534.

3) H. Molisch, Das Erfrieren der Pflanzen 1897, p. 534. — Dieser Schluss ist ebenso einseitig wie die Annahme, die Tödtung durch Hitze werde stets durch Gerinnung des Eiweisses bewirkt. Vgl. II, p. 294.

4) Da mit dem Wasserverlust die Resistenz gegen alle Agentien gesteigert wird, so ist natürlich aus der hohen Widerstandsfähigkeit trockener Objecte gegen Kälte in unseren Fragen kein bestimmter Schluss zu ziehen.

ähnlich verhaltenden Pflanzen die Tödtung bei jeder, also auch bei einer geringen Eisbildung erfolgt, ist leider aus den vorliegenden Untersuchungen nicht zu ersehen. Nach diesen scheint aber schon die Eisbildung bei dem Gefrierpunct tödtlich zu wirken, obgleich das unter diesen Umständen gebildete Eisquantum (II, p. 312) nicht ausreicht, um eine Tödtung durch Wasserentziehung (II, § 70) herbeizuführen. Falls dieses zutrifft, muss natürlich durch nähere Studien entschieden werden, wie es kommt, dass Kartoffel, Rübe u. s. w., sofern sie nicht gefrieren, ohne Nachtheil die Abkühlung auf eine Temperatur ertragen, in der sie zu Grunde gehen, sobald Eisbildung eintritt. Auch in diesem Falle ist zu beachten, dass der Erfolg möglicherweise durch Combinationen bedingt ist, und dass vielleicht die Pflanze durch die Abkühlung in einen Zustand versetzt wird, in dem sie gegen die Eisbildung und die hiermit verknüpften Vorgänge empfindlicher ist. Uebrigens befinden sich unter den Pflanzen, die ein Gefrieren und eine ziemlich weitgehende Eisbildung ertragen, auch solche, die durch das Austrocknen leicht getödtet werden.

Die obigen Betrachtungen gelten ebensowohl für die extracellulare, wie für die intracellulare Eisbildung, womit nicht ausgeschlossen ist, dass durch die Eisbildung im Protoplasma ausserdem besondere Wirkungen ausgeübt werden. Aus den Erfahrungen, dass Plasmodien und Amöben durch das Gefrieren getödtet werden, folgt aber natürlich noch nicht, dass es überhaupt keine Organismen giebt, welche die durch die intraplasmatische Eisbildung erzielte Deformation ertragen (II, p. 309). Auch die Thatsache, dass Stärkekleister durch das Gefrieren zu einer grobporigen Masse wird, aus der sich das Wasser wie aus einem Badeschwamme ausdrücken lässt[1]), folgt nur, dass in diesem Falle die Molecularstructur zerstört wird. Da der Stärkekleister auch nach dem Austrocknen nicht wieder die frühere Wassermasse bindet, während doch gewisse Protoplasten das Austrocknen vertragen, so wird damit direct erwiesen, dass die Erfahrungen am Stärkekleister nicht ohne weiteres auf alle Protoplaste übertragen werden dürfen.

Die gesammten Erfahrungen und Erwägungen führen alle zu dem Schlusse, dass der Kältetod zwar in vielen, jedoch nicht in allen Fällen durch die Wasserentziehung herbeigeführt wird. Wenn diese als nächste Ursache des Absterbens erkannt wird, so ist damit natürlich kein Einblick in diejenigen Structurverhältnisse und Eigenheiten des Protoplasmas gewonnen, die es bedingen, dass die Wasserentziehung tödtlich wirkt oder ertragen wird. Ebensowenig vermögen wir dann, wenn der Tod nicht durch die Wasserentziehung veranlasst wird, die functionellen Störungen u. s. w. anzugeben, die das Absterben verursachen. Nach den früheren allgemeinen Erörterungen (II, § 63, 64) ist es aber klar, dass die für die Erhaltung des Lebens unerlässliche functionelle Harmonie auf verschiedene Weise gestört werden kann, dass also durch verschiedene Factoren und Combinationen das Absterben in einer inframinimalen Temperatur bewirkt wird.

---

1) Vogel, Gilbert's Annalen 1820, Bd. 64, p. 167. Analoge Veränderungen wurden beim Gefrieren von geronnenem Hühnereiweiss und von Gelatine beobachtet. Vgl. Sachs, Versuchsstationen 1860, Bd. 2, p. 192; H. Müller, Landwirth. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 140; Molisch, l. c. p. 7.

An anderer Stelle (II, p. 284) ist bereits betont, dass die sichtbaren Veränderungen und Deformationen im Protoplasma nur die Folgen der uns unbekannten inneren Verschiebungen und Veränderungen sind. Es genügt desshalb der Hinweis, dass auch in dem Protoplasma durch niedrige Temperatur, ohne Tödtung, weitgehende Deformationen hervorgerufen werden können. Da diese nach Klemm[1]) hauptsächlich durch den Temperaturwechsel veranlasst werden, so pflegen die Deformationen nicht bei dem allmählichen Abkühlen, sondern bei dem schnellen Wiedererwärmen aufzutreten. Diese Reactionsfähigkeit ist aber beachtenswerth, da die meisten Pflanzen durch den schnellen Temperaturwechsel nicht beeinträchtigt werden.

Wenn in niedriger Temperatur, in Folge der Reduction der Gesammtthätigkeit, die Störung der functionellen Harmonie im allgemeinen ein langsames Absterben veranlassen wird, so ergiebt sich doch aus den allgemeinen Erörterungen (§ 63, 64), dass unter diesen Umständen vermöge der specifischen Eigenschaften einer Pflanze auch eine schnelle Tödtung möglich ist, dass ferner durch eine weitere Senkung der Temperatur unter das Minimum (abgesehen von dem Gefrieren) eine Beschleunigung des Absterbens eintreten kann, aber nicht nothwendig eintreten muss. Da nun durch die plötzliche Eisbildung in der unterkühlten Pflanze eine schnelle und weitgehende Verschiebung der bisherigen Bedingungen und Verhältnisse verursacht wird, so ist dieserhalb eine Beschleunigung des Absterbens auch dann möglich, wenn der Tod nicht durch die Wasserentziehung, sondern durch andere Umstände veranlasst wird. Aus alledem ist auch zu entnehmen, dass sich die Todesursache aus der Schnelligkeit des Absterbens nicht mit Sicherheit erkennen lässt (Vgl. II, § 63, 64).

So lange wir nicht wissen, durch welche Besonderheiten der Structur u. s. w. die mehr oder minder grosse Widerstandsfähigkeit des Protoplasmas bedingt ist, vermögen wir auch nicht die Veränderungen zu präcisiren, durch welche das Protoplasma in gewissen Organen und Entwickelungsphasen (z. B. in den Winterknospen der Holzpflanzen) eine höhere Resistenz gegen Kälte gewinnt. Bis zu einem gewissen Grade kann freilich die Widerstandsfähigkeit schon durch die Erhöhung des Gefrierpunctes des Zellsaftes und der Imbibitionsflüssigkeit der Zellhaut gesteigert werden. Dieserhalb ist es in der That von ökologischer Bedeutung, dass verschiedene Pflanzen durch die Abkühlung zu der selbstregulatorischen Vermehrung des Zuckergehaltes (I, p. 514, 618), also zu einer Erhöhung des Turgors und damit zu einer mässigen Erniedrigung des Gefrierpunctes veranlasst werden. Ob aber, wie A. Fischer[2]) vermuthet, die Fettbäume durch die winterliche Oelbildung resistenter gegen Kälte werden, ist nicht entschieden und lässt sich auch nicht theoretisch voraussagen.

Auf die verschiedenen indirecten Schädigungen durch Kälte und Gefrieren haben wir nicht einzugehen. Auf die mechanische Zerreissung von Zellen und Geweben in Folge der Eisbildung wurde schon II, p. 307 hingewiesen. Ferner ist bereits II, p. 75 auf die Gewebespannungen aufmerksam gemacht, die durch Abkühlung sowie besonders durch das Schrumpfen in Folge der Wasserentziehung durch die Eisbildung entstehen und die zuweilen ein plötzliches Einreissen, so z. B.

---

1) P. Klemm, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 28, p. 641. Vgl. ferner II, Kap. XV.
2) A. Fischer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1891, Bd. 22, p. 155.

die Bildung von Frostrissen in Bäumen verursachen (Lit. II, p. 75). Auch wurde (I, p. 213) besprochen, dass das Gefrieren des Bodens eine ungenügende Wasserversorgung und dadurch das Absterben der Pflanze veranlassen kann. Endlich sei auf das Auswintern der Saaten und darauf hingewiesen, dass die gefrorenen und brüchigen Zweige u. s. w. leichter durch Sturm und mechanische Eingriffe beschädigt werden[1]).

Abschnitt III.

Schädliche Wirkungen des Lichtes.

§ 69.

Dass und warum viele Pflanzen das Licht bedürfen, also durch die Entziehung des Lichtes geschädigt werden, wurde schon früher (II, § 25, I, p. 344) besprochen. Bei dieser Gelegenheit ist auch hervorgehoben, dass andererseits eine jede Pflanze durch eine zu hohe Lichtintensität benachtheiligt wird, dass es also für eine jede Pflanze ein Maximum und Ultramaximum der Beleuchtung giebt. Das zulässige Maximum liegt verhältnissmässig hoch bei denjenigen Pflanzen, die an sonnigen Standorten gedeihen, an welchen die typischen Schattenpflanzen langsam oder schnell absterben. Derartige Pflanzen giebt es unter den chlorophyllführenden Phanerogamen und Kryptogamen, von denen z. B. viele Algen das intensive Sonnenlicht nicht vertragen[2]). Ebenso finden sich unter den Pilzen alle Abstufungen von Arten, die im Sonnenlicht wachsen, bis zu solchen, die schon im diffusen Licht zu Grunde gehen. So werden nach Elfving[3]) Aspergillus glaucus, nach Laurent[4]) die Sporen von Ustilago carbo durch längere Besonnung getödtet, während die Plasmodien verschiedener Myxomyceten[5]) ziemlich schnell im Sonnenlicht absterben. Ferner gehen manche Bacterien im Sonnenlicht schnell, andere langsamer zu Grunde, und gewisse Arten vermögen schon im diffusen Licht nicht zu gedeihen. Unter Verweisung auf die Zusammenstellung der Erfahrungen und der Literatur in bacteriologischen Werken[6]) sei hier nur erwähnt, dass die sonst so widerstandsfähigen Sporen gegenüber dem Sonnenlicht vielfach nicht resistenter zu sein scheinen, als die vegetativen Zellen. Arloing fand sogar, dass die Sporen von Bacillus

1) Vgl. Frank, Krankheiten d. Pflanzen II. Aufl., 1894, p. 177.

2) Vgl. die II, p. 107 citirte Literatur.

3) F. Elfving, Einwirkung. d. Lichtes auf d. Pilze 1890, p. 105.

4) E. Laurent, Bullet. d. l. Soc. Botan. d. Belgique 1889, Bd. 28, Abth. 2, p. 162.

5) W. Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 723. Vgl. auch II, Kap. XV.

6) Flügge, Die Mikroorganismen III. Aufl., 1896, Bd. 1, p. 441; Migula, System d. Bacter. 1897, Bd. I, p. 361; Lafar, Technische Mykologie 1897, Bd. I, p. 72; Dieudonné, Biolog. Centralbl. 1895, Bd. 15, p. 103; T. Tammes, Landwirth. Jahrb. 1900, Bd. 29, p. 468. An diesen Stellen sind auch die Versuche mit künstlichen Lichtquellen angeführt.

anthracis nach zweistündiger, die vegetativen Stäbchen aber erst nach 26—30stündiger Insolation abgetödtet werden. Somit ist im Naturhaushalt die hemmende und tödtliche Wirkung des Sonnenlichtes von wesentlicher Bedeutung und es scheint, dass sämmtliche pathogenen Bacterien durch eine genügende Insolation getödtet werden. Uebrigens ist bis dahin kein vegetabilischer Organismus bekannt, der in einem solchen Maasse lichtempfindlich ist, dass er nur bei völligem Lichtabschluss zu gedeihen vermag.

Bei Pflanzen, die das Sonnenlicht vertragen, lässt sich aber die Tödtung durch Steigerung der Lichtintensität erzielen. Derartige Untersuchungen wurden zuerst von Pringsheim[1]) ausgeführt, der in seinen Studien mikroskopisch die Wirkung verfolgte, welche das durch eine Linse concentrirte Sonnenlicht ausübt. Durch dieses wird in der That eine jede Pflanze schneller oder langsamer getödtet. Die Lichtwirkung tritt dabei nur local, d. h. nur an der beleuchteten Stelle auf, und an dieser werden zunächst häufig Störungen und Veränderungen bemerklich, die reparabel oder doch nicht tödtlich sind. So werden die Plasmaströmung gehemmt und wohl auch anderweitige Deformationen im Protoplasma bewirkt[2]). Ferner wird eine transitorische Inactivirung oder eine Entfärbung der Chloroplasten beobachtet, die im allgemeinen empfindlicher zu sein scheinen, als das übrige Protoplasma (I, p. 320, 344). Weiter werden nach Pringsheim der im Zellsaft gelöste Farbstoff der Staubfadenhaare von Tradescantia virginica, sowie der an Chromatophoren gebundene gelbe Farbstoff der Zungenblüthen von Calendula officinalis leicht zertört. Die Farbstoffe mancher anderer Pflanzen erwiesen sich dagegen resistenter, und auf Gerbstoffbläschen, Fetttropfen, Stärkekörner übt das concentrirte Sonnenlicht keinen directen Einfluss aus.

Die Zerstörung der Farbstoffe, sowie die tödtliche Wirkung des Sonnenlichtes treten, wie Pringsheim nachwies, nur (oder doch zunächst) bei Gegenwart von Sauerstoff ein, unterbleiben also, wenn sich die Objecte in indifferenten Gasen befinden[3]). Daraus ergiebt sich zugleich, dass auch die Erfolge im concentrirten Sonnenlicht nicht etwa durch die Wärmewirkung[4]) im Sonnenbildchen, sondern durch den besondern Einfluss der sichtbaren Strahlen erzielt werden. Das Gleiche geht auch daraus hervor, dass gerade die stärker brechbaren Strahlen am intensivsten wirken. Desshalb wird nach Pringsheim die Wirkung des Sonnenlichtes nur wenig geschwächt, wenn man die Strahlen eine Lösung von Kupferoxydammoniak passiren lässt. Dagegen wird die Wirkung durch die Einschaltung einer Lösung von Kaliumbichromat sehr vermindert, und durch Einschaltung einer Lösung von Jod in Schwefelkohlenstoff aufgehoben, obgleich den Strahlen, die dieses Medium durchlässt, die grösste Wärmewirkung

---

1) Pringsheim, Jahrb. f. wiss. Botan. 1879, Bd. 12, p. 288. Pringsheim benutzte Sonnenlicht, das durch einen Heliostaten auf einen besonders grossen Mikroskopspiegel geworfen und durch eine unterhalb des Objecttisches befindliche Sammellinse zu einem Lichtpunct von ca. 0,35 mm Durchmesser concentrirt wurde. — In vielen Fällen kommt man schon zum Ziele, indem man das durch den Abbé'schen Beleuchtungsapparat concentrirte Sonnenlicht benutzt. — Vgl. auch P. Klemm, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 28, p. 644; Ewart, Annals of Botany 1898, Bd. 12, p. 384; Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 711.

2) P. Klemm, l. c. Vgl. auch Bd. II, Kap. XV.

3) Pringsheim, l. c. p. 351, 358. — Ueber Bacterien vgl. Flügge, l. c. p. 443.

4) Ueber Tödtung durch die Hitze im Brennpunct von Wassertropfen vgl. II, p. 295.

zukommt. Analog verhalten sich die Bacterien, auch diejenigen, die schon durch diffuses Licht geschädigt werden[1]).

Im allgemeinen scheint also die stärkste Wirkung denselben Strahlen zuzukommen, durch die auch Wachsthums- und Bewegungsvorgänge am stärksten beeinflusst werden (II, § 27, Kap. XII--XV). Jedoch ist noch nicht näher untersucht, ob beide Curven genau übereinstimmen und ob z. B. in denjenigen Fällen, in welchen die Wachsthumsvorgänge am intensivsten durch die schwächer brechbaren Strahlen beeinflusst werden, durch diese Strahlen auch die stärkste benachtheiligende Wirkung ausgeübt wird. Ebenso ist noch unsicher, ob die isolirten grünen Strahlen auf gewisse Pflanzen einen schädlichen Einfluss ausüben, und ob ein solcher in bestimmten Fällen dadurch zu Stande kommt, dass der Ausfall einzelner Strahlengruppen eine functionelle Disharmonie und hierdurch eine Schädigung veranlasst (vgl. II, p. 621).

Vermuthlich kommt die schädliche Wirkung des Lichtes nicht immer in derselben Weise zu Stande. Auch lässt schon die Tödtung der anaeroben Bacterien vermuthen, dass bei genügender Lichtintensität auch die aeroben Organismen ohne Mitwirkung des freien Sauerstoffs geschädigt werden. Die Beschleunigung der Tödtung bei Gegenwart von Sauerstoff hängt offenbar mit irgendwelchen Oxydationsvorgängen zusammen. Jedoch ist unbekannt, ob die Bedingungen für die Schädigung etwa durch eine übermässige Beschleunigung der Athmung, durch die Production von schädlichen Stoffen oder in irgend einer anderen Weise geschaffen werden. Der Umstand, dass die Athmung durch eine inframaximale Beleuchtung nicht wesentlich beeinflusst wird (I, p. 573), erlaubt keinen Schluss auf das Verhalten bei einer ultramaximalen Wirkung. Durch eine solche wird ja auch in den Staubfadenhaaren von Tradescantia die Zerstörung des Farbstoffes bewirkt, der unter den gewöhnlichen Beleuchtungsverhältnissen nicht oder doch nur in sehr geringem Maasse oxydirt wird[2]). Da diese Oxydation (ohne Tödtung) auch durch Wasserstoffsuperoxyd verursacht wird, so liegt die Vermuthung nahe, dass die Entfärbung im intensiven Licht ebenfalls durch die Production von activirtem Sauerstoff erzielt wird. Somit ist es auch möglich, dass in bestimmten Fällen der Lichttod durch Wasserstoffsuperoxyd oder durch eine noch giftigere Form des activirten Sauerstoffs bewirkt wird[3]). Durch das Licht werden aber bekanntlich nicht nur Oxydationen, sondern auch Spaltungen, überhaupt mannigfache Umsetzungen und Veränderungen veranlasst, so dass die schädigende Wirkung des Lichtes ebensogut in einer anderen Weise, also auch durch eine directe Veränderung im Protoplasma zu Stande kommen kann.

Befindet sich der Organismus in Luft oder in Wasser, so handelt es sich um eine Lichtwirkung im Inneren der Zelle. Befindet sich aber der Organismus in einer Flüssigkeit, in welcher durch die Lichtwirkung Umsetzungen

---

1) Vgl. die Lit. bei den in der Anmerkung 6 p. 318 citirten Arbeiten. Ausserdem Beck und Schultz, Zeitschr. f. Hygiene u. Infectionskrankheiten 1897, Bd. 23, p. 490.

2) Es folgt dieses daraus, dass der einmal zerstörte Farbstoff nicht wieder regenerirt wird. Vgl. Pfeffer, Oxydationsvorgänge in lebenden Zellen 1889, p. 383. Vgl. Bd. I, p. 554.

3) Ueber Giftwirkung von Wasserstoffsuperoxyd und Ozon vgl. die in Bd. I, p. 554 citirte Literatur.

erzielt und schädliche Stoffe producirt werden, so kann natürlich auch durch eine Veränderung in der Umgebung die Tödtung bewirkt werden[1]. Jedenfalls ist es sehr beachtenswerth, dass auch die ausgetrockneten Bacterien (Sporen und vegetative Zustände) durch Licht getödtet werden[2]. Dasselbe gilt anscheinend auch für die oben erwähnten Sporen von Ustilago carbo und vielleicht für manche andere lichtempfindliche Organismen. Dagegen ist es bekannt, dass z. B. die an Felsen lebenden Moose und Flechten im ausgetrockneten Zustand durch den intensivsten Sonnenbrand nicht geschädigt werden und, wie zu erwarten war, wird auch die Keimfähigkeit trockener Samen durch Beleuchtung nicht alterirt[3].

Abschnitt IV.

Einfluss der Wasserentziehung.

§ 70. Austrocknen.

In Anpassung an die besonderen Lebensweisen und Aufgaben sind die verschiedenen Pflanzen und Pflanzenorgane in einem sehr ungleichen Grade befähigt, die Abnahme und den Verlust des Wassergehaltes zu ertragen[4]. So werden die vegetativen Organe der Blüthenpflanzen durch das Austrocknen getödtet, durch das die meisten Samen nicht geschädigt, sondern nur in einen Starrezustand versetzt werden. Schon unter den Gefässkryptogamen giebt es aber einige Arten, deren vegetative Theile das Austrocknen aushalten, und diese Fähigkeit kommt den meisten Moosen und Flechten zu, die an stark besonnten Felsen, überhaupt an ihrem natürlichen Standort häufig staubtrocken werden. Die Flechten sind zugleich Beispiele für austrocknungsfähige Algen und Pilze. Jedoch geht die Mehrzahl der in Wasser lebenden Algen (wenigstens der vegetative Theil) bei dem Austrocknen zu Grunde. Ebenso verhält sich der vegetative Zustand vieler höherer und niederer Pilze, deren Fortpflanzungsorgane und Dauerzustände zumeist den völligen Wasserverlust ertragen. Dasselbe gilt für die Bacterien, unter denen es (ebenso wie unter den übrigen Pilzen) auch solche giebt, die in ihrem vegetativen Zustand durch den Wasserverlust nicht geschädigt werden.

Wie schon das Welken beweist, vermögen alle turgescenten Pflanzen einen gewissen Wasserverlust zu ertragen, und thatsächlich giebt es alle Abstufungen

---

1) Vgl. A. Richardson, Bot. Ztg. 1894, p. 304; Dieudonné, Arbeit. a. d. Kaiserl. Gesundheitsamte 1894, Bd. 9, p. 537; Flügge, l. c. p. 443.

2) Vgl. Flügge, l. c. p. 444.

3) T. Tammes, Landwirth. Jahrb. 1900, Bd. 29, p. 467 u. die hier citirte Literatur.

4) Ueber den Einfluss des Wassergehaltes auf das Wachsen, sowie über die Einrichtung für Gewinnung des Wassers und Erhaltung des Turgescenzzustandes vgl. I, § 27, 37; II, § 33, 34, sowie p. 287.

von den Pflanzen, die bei mässigem oder erst bei ansehnlichem Wasserverlust zu Grunde gehen, bis zu denjenigen, die das Austrocknen aushalten. Nach den bisherigen Erfahrungen ist selbst bei den empfindlichen Pflanzen eine Reduction des Wassergehaltes des turgescenten Objectes um 40—50 Proc. zulässig, jedoch giebt es auch Blüthenpflanzen, deren vegetative Organe eine Reduction um 80—90 Proc. aushalten[1]). Im allgemeinen scheint diese höhere Befähigung bei denjenigen Pflanzen vorhanden zu sein, die unter den natürlichen Vegetationsbedingungen zeitweise weitgehend welken, gleichviel ob es sich um Pflanzen handelt, die im turgescenten Zustand wasserarm oder wasserreich sind. Nach G. Schröder[2]) verträgt z. B. das turgescente Sedum elegans (mit 16,4 Proc. Trockensubstanz) eine Verminderung des Wassergehaltes um 90, aber nicht um 95 Proc., während die empfindlicheren Blätter der Parietaria arborea bei einer Reduction des Wassergehaltes um 50 Proc. theilweise, bei einer Reduction um 70—76 Proc. gänzlich absterben. Uebrigens sind immer nur annähernde Angaben möglich, da das zunächst zulässige Welken auf die Dauer nicht vertragen wird, da ferner die Zellen ungleich resistent sind und in den gewelkten Pflanzen diejenigen Organe und Zellen, welche das Wasser mit grösserer Energie an sich reissen, die übrigen Organe und Zellen aussaugen und zum Absterben bringen (I, p. 194).

Ausserdem bieten insbesondere die Kryptogamen zahlreiche Beispiele dafür, dass Lufttrockenheit, aber nicht eine weitergehende Wasserentziehung im Exsiccator (über Schwefelsäure oder Phosphorsäure) ertragen wird[3]). Unter den Laubmoosen stirbt z. B. die in Wasser lebende Fontinalis antipyretica schon bei Lufttrockenheit ab, während das an mässig feuchten Stellen lebende Mnium hornum eine mehrwöchentliche Lufttrockenheit aushält. Dieses Moos und ebenso die etwas resistentere Funaria hygrometrica gehen indess mit der Zeit im Exsiccator zu Grunde, in dem Barbula muralis, Bryum cespiticium und andere an trockenen Stellen wachsende Arten in 20 Wochen nicht getödtet werden (Schröder, l. c. p. 15). Aehnliche Abstufungen werden z. B. auch bei den verschiedenen Arten von Oscillaria (Schröder, l. c. p. 32) und von Bacterien gefunden. Eine vollständige Austrocknung erfahren gelegentlich auch in der Natur die an trockenen Felsen lebenden Moose und Flechten. Dagegen dürfte in den im Boden eingewurzelten Pflanzen (auch bei Moosen und Flechten) sogar bei starker Insolation keine völlige Trockenkeit eintreten. Zudem hält dieser Trockenzustand nie sehr lange an, da in jeder Nacht der Feuchtigkeitsgehalt erhöht und von Zeit zu Zeit sogar der volle Turgor hergestellt wird.

---

1) Enthält die turgescente Pflanze 80 Proc. Wasser (vgl. I, p. 191), so würde sich ihr Gewicht bei einer Reduction des Wassergehalts um 40—50 Proc. um 32—40 Proc., bei einer Reduction um 80—90 Proc. um 72 Proc. vermindern.

2) G. Schröder, Unters. a. d. Bot. Institut in Tübingen 1886, Bd. II, p. 5. Die ältere Literatur über Blüthenpflanzen beschränkt sich auf einige Versuche von Dutrochet, Mémoir. p. servir à l'histoire d. végétaux et d'animaux Brüssel 1837, p. 204 und von A. P. de Candolle, Pflanzenphysiol. übers. von Röper 1835, Bd. 2, p. 872. Weitere Versuche bei E. Fleischer, Bot. Centralbl. 1885, Bd. 22, p. 356. — Uebrigens ist bei Schröder die gesammte ältere Literatur citirt.

3) Lit.: G. Schröder, l. c.; A. Ewart, Transact. Liverpool Biol. Soc. 1897, Bd. 11, p. 151; W. Kochs, Biolog. Centralbl. 1892, Bd. 12, p. 336. — Vgl. auch die weiterhin zu besprechenden Versuche von Saussure mit angekeimten Samen.

Bei einem mittleren Feuchtigkeitsgehalt der Luft enthalten die lufttrockenen Pflanzentheile gewöhnlich noch 8—14 Proc. Wasser[1]), das sich auch im Exsiccator nicht völlig entfernen lässt. Denn wenn über Schwefelsäure der Gleichgewichtszustand hergestellt ist, werden z. B. in den Samen noch 1—3 Proc. (Schröder, Ewart) in Sticta pulmonacea (Schröder, l. c. p. 48) sogar 4,8 Proc. Wasser gefunden, die erst allmählich weggehen, wenn die Objecte in trockener Luft auf 100—110 C. erwärmt werden. Gleichviel ob hierbei nur adsorbirtes oder auch chemisch gebundenes Wasser ausgetrieben wird, jedenfalls ist es nicht überraschend, dass auch durch diese gesteigerte Wasserentziehung wiederum gewisse Organismen absterben, die Schwefelsäuretrockenheit vertragen[2]). Vermuthlich wird in der That das Absterben verschiedener Samen, Sporen, Moose u. s. w. bei 100 C. wenn auch nicht allein, so doch zum Theil durch die weitere Entziehung (oder Abspaltung) von Wasser verursacht. Indess geht aus der Erfahrung, dass andere Objecte ein mehrstündiges Erhitzen auf 100—110 C. aushalten (II, p. 293), hervor, dass auch die so erzielte Wasserentziehung nicht in allen Fällen tödtlich wirkt. Denn wenn auch vielleicht bei der Erwärmung der über Schwefelsäure getrockneten (dickeren) Samen in der Versuchszeit nicht alles abgebbare Wasser entzogen war, so dürfte doch bei Verwendung von Sporen, Moosen, Bacterien und anderen kleinen Objecten in 1—2 Stunden der Gleichgewichtszustand hergestellt sein. Zudem werden viele Sporen, Bacterien u. s. w. nicht durch einen langen Aufenthalt in absolutem Alkohol getödtet (II, p. 324), durch den sicherlich das imbibirte Wasser sehr weitgehend entfernt wird.

Wie schon früher erwähnt wurde, sterben auch die ausgetrockneten Pflanzen mit der Zeit ab, obgleich in ihnen die Athmungsthätigkeit sistirt ist (II, p. 282). Während aber in manchen trockenen Samen, Sporen, Moosen u. s. w. die Lebensfähigkeit in kurzer Zeit erlischt, wird dieselbe in anderen Objecten viele Jahre und vielleicht mehr als 100 Jahre conservirt (einige Beispiele II, p. 327). Wie weit hierbei die äusseren Bedingungen influiren, ist noch nicht eingehend untersucht (Ueber Einfluss von Wärme und Kälte vgl. II, p. 292, 299). Aus dem Mitgetheilten ist aber zu ersehen, dass jedenfalls der Grad des Austrocknens eine Rolle spielt. Denn einmal wird die Lebensdauer der lufttrockenen Pflanze durch die Zunahme des Wassergehaltes verkürzt, und ferner beweisen diejenigen Pflanzen, welche im Exsiccator schneller absterben als in der Luft (z. B. Mnium hornum, Funaria), dass die Steigerung der Wasserentziehung in gewissen Fällen das Absterben beschleunigt. Voraussichtlich giebt es aber auch Pflanzen, die bei völliger Austrocknung am längsten lebendig bleiben. Nach unzureichenden Versuchen scheinen z. B. die Sporen von Phycomyces nitens ihre Keimfähigkeit gleich lang im Exsiccator und an der Luft (Schröder, l. c. p. 34), sowie auch im sauerstofffreien Raume zu bewahren. Ausserdem ergiebt sich aus Versuchen von M. Ficker[3]), dass gewisse Bacterien (B. cholerae, typhi) im

1) Schröder, l. c.; Ewart, l. c.

2) Ebenso dürfte das Tödten der gefrorenen Pflanzen durch eine weitere Erniedrigung der Temperatur ganz oder zum Theil auf einer gesteigerten Wasserentziehung beruhen. Vgl. II, p. 299.

3) M. Ficker, Ueber Lebensdauer u. Absterben von pathogenen Keimen. Habilitationsschrift 1898, p. 25.

Exsiccator länger am Leben bleiben, als wenn sie abwechselnd in feuchte Luft und in den Exsiccator gebracht werden.

Da durch die Wasserentziehung die physiologische Thätigkeit und Reactionsfähigkeit aufgehoben wird, so ist die Resistenz der trockenstarren Organismen im hohen Grade gesteigert, wie wir dieses schon in Bezug auf Wärme und Kälte gehört haben (II, p. 293, 303). Ferner wird das Leben der trockenen Sporen von Pilzen (Aspergillus niger, Phycomyces nitens), der Hefezellen, der Bacterien (Micrococcus prodigiosus etc.) durch einen längeren Aufenthalt in absolutem Alkohol, Aether, Benzol oder Schwefelkohlenstoff nicht oder doch nur allmählich vernichtet und vielleicht sterben manche Organismen unter diesen Bedingungen nicht schneller ab, als in der Luft. Auch Samen bewahren in den genannten Medien lange Zeit ihre Keimfähigkeit[1]). Jedoch werden diese sowie alle Organismen getödtet, wenn sie in einem turgescenten oder auch nur in einem stark wasserhaltigen Zustand in Alkohol oder Aether u. s. w. gebracht werden, oder wenn sie getrocknet in verdünnten Alkohol kommen, der eine gewisse Quellung gestattet. Andererseits werden diese Objecte nicht oder langsam getödtet, wenn in dem wasserfreien Alkohol, Aether u. s. w. gewisse giftige Stoffe gelöst[2]) sind oder wenn sie im trockenen Zustand giftigen Gasen oder Dämpfen ausgesetzt werden[3]).

Sicherlich dringen Alkohol, Aether, Benzol u. s. w. in die trockenen Zellen ein und die in diesen Medien löslichen Stoffe dürften aus den winzigen Bacterien, Sporen u. s. w., wenn auch langsam, jedoch in begrenzter Zeit ausgezogen werden. Demgemäss wird die Keimfähigkeit dieser Organismen durch die Entfernung von Fett u. s. w. nicht unbedingt aufgehoben. Das dürfte indess nicht in allen Fällen zutreffen, und thatsächlich scheinen die ölhaltigen Samen abgestorben zu sein, bevor die Gesammtmenge des Fettes extrahirt ist. Allerdings geht dieses Ausziehen und Abtödten bei Gegenwart der Samenschale sehr langsam von statten, und selbst nach Entfernung der Samenschale schreitet das Hinweglösen des Fettes nur langsam in centripetaler Richtung fort.

Jedenfalls ist es von ökologischer Bedeutung, dass die austrocknungsfähigen Pflanzen eine schnelle Entziehung und Wiederzufuhr von Wasser ohne Nachtheil ertragen. Es liegen also ähnliche Verhältnisse vor wie bei dem Gefrieren und Aufthauen (II, p. 300), und es ist zwar noch nicht erwiesen, aber zu vermuthen,

---

1) Näheres über dieses, auch für die Desinfection wichtige Thema wird eine Arbeit bringen, mit der Herr Kurzwelly in meinem Institut beschäftigt ist. — In historischer Hinsicht sei folgendes bemerkt. Nach Pasteur (Compt. rend. 1877, Bd. 85, p. 99) waren die Sporen von Bacillus anthracis noch lebendig, nachdem sie 21 Tage in Alkohol gelegen hatten. Gleiches fand Cl. Bernard (Leçons s. l. phénomènes d. l. vie 1878, p. 54) für Hefezellen nach 3—4 tägigem Aufenthalt in Alkohol. Ferner ist auch mehrfach beobachtet, dass Samen in Alkohol ihre Keimfähigkeit bewahren. (Lit. bei Nobbe, Samenkunde 1876, p. 283.) Ein näheres und kritisches Studium fehlte bis dahin. Die beiläufigen Bemerkungen von H. Hoffmann (Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 331) haben keine Bedeutung. Vgl. auch Flügge, Mikroorganismen III. Aufl., 1896, Bd. I, p. 450.

2) Vgl. B. Krönig u. Th. Paul, Zeitschr. f. Hygiene u. Infectionskrankheiten 1897, Bd. 25, p. 91. — Unter gewissen Umständen tritt eine Vernichtung des Lebens ein.

3) Diesbezügliche Versuche von G. J. Romanes sind citirt bei H. Brown und F. Escombe, Proceed. of the Royal Soc. 1897, Bd. 62, p. 160.

dass in gewissen Fällen die langsame Wasserzufuhr vortheilhaft ist[1]). Andererseits werden gewisse Organismen durch die Abnahme des Wassergehaltes zur Bildung von austrocknungsfähigen Dauerzuständen oder Fortpflanzungsmitteln angeregt (II, § 34). In einem solchen Falle ist es wichtig, dass das Austrocknen langsam genug fortschreitet, um die Production der resistenten Organe zu ermöglichen.

Schon eingangs ist auf die ökologisch bedeutungsvolle Thatsache hingewiesen, dass sich die Resistenz in vielen Fällen mit der Entwickelung ändert. Zur Ergänzung sei hier noch erwähnt, dass die Austrocknungsfähigkeit bereits den unreifen Samen und zwar zum Theil schon dann zukommt, wenn diese noch nicht die Hälfte des endlichen Trockengewichts erreicht haben[2]). Ausserdem wird aber die entwickelte Keimpflanze durch die Wasserentziehung getödtet und desshalb geht mit der Keimung die Austrocknungsfähigkeit allmählich verloren. Wie bereits Th. de Saussure[3]) in einer trefflichen Arbeit darthat, halten nur die eben erscheinenden Keimwürzelchen noch das Austrocknen und zwar zum Theil schon nicht mehr das Austrocknen über Schwefelsäure aus. Nachdem aber die Wurzel, oder die Würzelchen lang oder länger als der Samen geworden sind, sterben sie beim Austrocknen ab, doch kann dann der Keimling das Wurzelsystem durch Production von adventiven Wurzeln ergänzen. Immerhin ist einleuchtend, dass z. B. eine Aussaat von Grassamen unmittelbar nach Beginn des Keimens im höheren Grade durch trockenes Wetter geschädigt wird, als fernerhin, wenn die Wurzeln tiefer in den Boden eingedrungen sind. Analog wie bei den Samen wird bei dem Keimen der austrocknungsfähigen Sporen von Penicillium, Phycomyces, Mucor[4]), Uredo[5]) ein Keimschlauch gebildet, der durch die Wasserentziehung getödtet wird.

Wie in Bezug auf die Resistenz gegen hohe (II, p. 294) und niedrige (II, p. 317) Temperatur, ist es auch unbekannt, durch welche Mittel die Pflanze die Befähigung zum partiellen oder totalen Austrocknen gewinnt oder verliert. Das Zusammenfallen dieser Eigenschaft mit der Anhäufung von Nährstoffen in Samen, Sporen etc. ist als eine ökologische Anpassung aufzufassen, aber es ist keine Nothwendigkeit. Denn einmal vertragen nicht alle mit Reservestoffen angefüllten Zellen

---

1) G. Schröder, l. c. p. 45—47. In Bezug auf Samen vgl. auch Just, Cohn's Beitr. z. Biolog. 1877, Bd. 2, p. 338. — Nach Saussure (Annal. d. scienc. naturell. 1827, Bd. 10, p. 92) soll freilich das Leben der ausgetrockneten jugendlichen Keimwürzelchen nur bei langsamer Wasserzufuhr erhalten werden. Jedoch bedürfen diese Befunde einer kritischen Prüfung. Vgl. Schröder, l. c. — Ueber das Austrocknen als Wachsthumsreiz vgl. II, p. 267.

2) Schröder, l. c. p. 10. — Ueber Keimen unreifer Samen vgl. Cohn, Symbola ad seminis physiologiam 1847, p. 39; Nobbe, Samenkunde 1876, p. 339 [W. Kinzel, Landw. Versuchsstat. 1901, Bd. 55, p. 255]. — Da die Zellen der unreifen Samen beim Trocknen stärker schrumpfen, so ist auch bei diesen die Zelle mit Reservestoffen völlig angefüllt. Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 510.

3) Th. de Saussure, Annal. d. scienc. naturell. 1827, Bd. 10, p. 68; Schröder, l. c. p. 12 u. die hier citirte Literatur; H. Will, Versuchsstationen 1883, Bd. 28, p. 52; G. Bonnier, Rev. général. d. Botan. 1892, Bd. 4, p. 193; Frank, Krankheiten der Pflanzen II. Aufl., 1895, p. 263.

4) Schröder, l. c. p. 34; M. Nordhausen, Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 33, p. 29; Duggar, Botanic. Gazette 1901, Bd. 31, p. 65.

5) H. Hoffmann, Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 329.

das Austrocknen, und ferner kommt diese Fähigkeit z. B. den Moosblättern zu, die keine Reservestoffe anhäufen und welche die völlige Wasserentziehung auch dann aushalten, wenn sie zuvor in einen Hungerzustand versetzt sind (Schröder, l. c. p. 45).

Die Keimfähigkeit der unreifen Samen beweist zudem, dass die völlige Anfüllung mit Reservestoffen nicht nothwendig ist, und es ist in der That noch nicht entschieden, ob speciell die Austrocknungsfähigkeit von Samen, Sporen u. s. w. von einer gewissen Ansammlung der Nährstoffe abhängt. Eine solche Ansammlung gewährt insofern einen Vortheil, als bei dem Austrocknen das Zusammenschrumpfen der Zellen vermindert wird, das aber bei den Moosen in vollem Maasse stattfindet (Schröder, l. c. p. 43). In diesem Falle ergiebt sich zugleich aus der starken Volumverminderung, dass das Protoplasma sehr wasserreich ist, dass also dessen Austrocknungsfähigkeit mit einem grossen Wassergehalt verträglich ist. Ebenso ist z. B. nach den Erfahrungen an Moosen nicht eine Durchtränkung des Protoplasmas mit fettem Oel nothwendig, um die Resistenz gegen die völlige Wasserentziehung zu ermöglichen[1]). Da ferner in Moosen und anderen Pflanzen der volle Turgor sogleich mit der Wasserzufuhr wiederkehrt, so ist anzunehmen, dass die eintrocknenden Turgorstoffe in den schrumpfenden Vacuolenräumen verbleiben. Damit ist zugleich gesagt, dass das austrocknungsfähige Protoplasma durch die hohe Concentrirung des Zellsaftes nicht geschädigt wird. Sollte in anderen Pflanzen durch diese Concentrirung (analog wie durch eine ungiftige oder giftige Salzlösung) der Tod herbeigeführt werden, so würde für einen concreten Fall die nächste Ursache der Tödtung aufgeklärt sein. Auf derartigen Verhältnissen kann es aber nicht beruhen, dass gewisse Pflanzen schon durch eine mässige oder eine weitgehende Reduction des Imbibitionswassers, andere vielleicht erst durch die Abspaltung von chemisch gebundenem Wasser (vgl. Bd. I, p. 63) getödtet werden.

Wie schon bemerkt, kann man es als eine Folge der Verminderung der Reactionsfähigkeit wohl im allgemeinen verstehen, dass die ausgetrockneten Pflanzen gegen Wärme, Kälte, Alkohol, Schwefelkohlenstoff u. s. w. im hohen Maasse resistent sind. Jedoch ist wiederum nicht aufgeklärt, durch welche Veränderungen bewirkt wird, dass die ausgetrockneten (auch die völlig ausgetrockneten) Pflanzen nach kürzerer oder längerer Zeit ihre Lebensfähigkeit verlieren. Jedenfalls wird dieses nicht schlechthin durch den Oelgehalt, bezw. durch das Ranzigwerden des Fettes bedingt. Denn, wenn viele ölhaltige Samen ihre Keimkraft verhältnissmässig schnell zu verlieren scheinen, so sterben doch auch gewisse stärkehaltige Samen bald ab, während verschiedene ölhaltige Samen, Sporen u. s. w. lange lebendig bleiben. Uebrigens werden trockene Moose durch das Einlegen in ranziges Fett oder in Oelsäure nicht geschädigt. Augenscheinlich wird aber die Lebensfähigkeit des ausgetrockneten Objectes nicht nur durch den Entwickelungszustand und den Reifegrad, sondern auch durch die jeweiligen Culturbedingungen und verschiedenen Umstände beeinflusst. Denn nur so ist es verständlich, dass Samen, Sporen u. s. w. derselben Art unter den gleichen Aufbewahrungsbedingungen ungleichzeitig absterben, dass z. B. die Sporen von

---

1) Ueber den Fettgehalt d. Moose vgl. B. Jönsson u. E. Olin, Lunds Universitets Arsskrift 1898, Bd. 34, Afd. 2, Nr. 1.

Phycomyces nitens ihre Keimfähigkeit zum Theil schon nach einigen Wochen, zum Theil erst nach 2 oder 3 Jahren verlieren (Schröder, l. c. p. 34).

Von den Samen vertragen viele, jedoch nicht alle das Austrocknen. So erwiesen sich die ausgetrockneten Samen von Oxalis rubella und lancifolia[1]), von Coffea arabica, Dictamnus fraxinella, Angelica archangelica, von vielen Myrtaceen und Lauraceen nicht mehr keimfähig[2]). Da die Weidensamen vielfach schon nach einigen Tagen die Entwickelungsfähigkeit verlieren, so ist es begreiflich, dass Wichura[3]) und Winkler[4]) keine Austrocknungsfähigkeit constatirten, die allerdings vorhanden ist, wie Wiesner[5]) und Woloszczak[6]) an solchen Weidensamen constatirten, die länger als 3 Monate keimfähig blieben.

In den lufttrockenen Samen der Weide geht die Keimfähigkeit in wenigen Monaten, in verschiedenen anderen Samen im Lauf eines Jahres verloren. Bei lufttrockener Aufbewahrung ist nach 10 Jahren[7]) die Keimfähigkeit bereits in vielen Samen, nach 25 Jahren[8]) aber in sehr zahlreichen Samenarten erloschen, jedoch wurden die Samen von Nelumbium nach 100 Jahren keimfähig befunden[9]). Wenn es nun auch möglich ist, dass gewisse Samenarten noch länger lebendig bleiben, so beruhen doch die Angaben über die Keimfähigkeit der in Mumien gefundenen Samen auf einem Irrthum[10]). Beiläufig sei noch erwähnt, dass in den Versuchen Burgerstein's (l. c.) bei sorgfältiger Aufbewahrung die Samen von Gerste, Hafer, Weizen nach 10 Jahren noch zum grössten Theil keimfähig waren, während die Samen des Roggens in dieser Zeit die Keimfähigheit verloren hatten.

Ueber die Dauer der Keimfähigkeit des Blüthenstaubes vgl. L. Mangin, Bullet. d. l. Soc. botan. d. France, 23. Juli 1886; Rittinghaus, Verhandl. d. naturw. Vereins d. Rheinlande 1886, Bd. 43, p. 139.

Gefässkryptogamen. Unter diesen vertragen Isoetes hystrix[11]), Polypodium vulgare, Ceterach u. s. w.[12]) das Austrocknen und nach Wittrock war Selaginella lepidophylla noch lebendig, nachdem sie 11 Jahre im Herbar gelegen hatte. Die Sporen der Gefässkryptogamen sind der Regel nach austrocknungsfähig. Die meisten bewahren im ausgetrockneten Zustand die Keimfähigkeit lange, doch sterben z. B. die Sporen mancher Osmundaceen, Hymenophyllaceen[13]) und die von Equisetum[14]) nach kürzerer Zeit ab.

---

1) F. Hildebrand, Bot. Ztg. 1884, p. 110.

2) de Candolle, Pflanzenphysiol. übers. von Röper 1835, Bd. 2, p. 260; Schröder, l. c. p. 8; U. Dammer, Botan. Jahresb. 1897, p. 154.

3) Wichura, Jahresb. d. schles. Gesellsch. f. vaterl. Cultur 1856, p. 56.

4) Winkler, Bot. Jahresb. 1877, p. 352.

5) Wiesner, Biolog. d. Pflanzen 1889, p. 43.

6) E. Woloszczak, Bot. Centralbl. 1889, Bd. 39, p. 150.

7) Vgl. Nobbe, Samenkunde 1876, p. 37, 370.

8) de Candolle, Annal. d. scienc. naturell. 1846, III. sér., Bd. 6, p. 373. Ueber die Gewinnung der Keimfähigkeit nach einer gewissen Ruhezeit oder nach dem Austrocknen siehe II, § 60.

9) Vgl. de Candolle, Geographie botanique 1855, p. 542.

10) A. Burgerstein, Beobachtung. ü. d. Keimkraftdauer u. s. w. Sep. a. Verh. d. zool.-bot. Gesellsch. in Wien 1895.

11) A. Braun, Verjüngungen 1851, p. 213 Anmerk.

12) E. Bureau, Compt. rend. 1890, Bd. 110, p. 318; V. B. Wittrock, Botan. Centralbl. 1892, Bd. 49, p. 132; A. F. W. Schimper, Botan. Mittheil. a. d. Tropen 1888, Heft 2, p. 36; Heinricher, Ber. d. bot. Ges. 1896, p. 234 (Adventivknospen von Cystopteris bulbifera).

13) Sadebeck, Schenk's Handbuch d. Bot. 1879, Bd. I, p. 156.

14) O. Buchtien, Bibliothec. botanic. 1887, Heft 8, p. 15.

Moose. Nach den Beobachtungen von Schröder sterben auch die austrocknungsfähigsten Laubmoose[1]) in einigen Jahren ab, und vermuthlich hat die Eigenschaft der todten Moose, bei dem Befeuchten wieder ein straffes Aussehen zu gewinnen, einige Autoren zu der Angabe veranlasst, dass Moose nach einem hundertjährigen Aufenthalt im Herbar wieder aufgelebt seien. Resistenter pflegen die Dauerzustände des Protonemas und in noch höherem Grade die Sporen zu sein, die z. Th. keimten, nachdem sie 50 Jahre lang trocken gelegen hatten[2]). — Die meisten Lebermoose[3]) sind, ihrer Lebensweise entsprechend, nicht so widerstandsfähig wie die Laubmoose. Jedoch verträgt der vegetative Körper der an trockenen Stationen lebenden Lebermoose entweder nur für sehr kurze oder auch für längere Zeit die Wasserentziehung, so dass z. B. Corsinia marchantioides noch lebendig war, nachdem sie $^3/_4$ Jahre im Herbar gelegen hatte.

Algen[4]). Auch bei den in Wasser lebenden Süsswasseralgen sind die Zygoten, oder anderweitige Dauersporen zumeist austrocknungsfähig. Diese Eigenschaft besitzen bei den erdbewohnenden Algen, z. B. bei Cystococcus humicola, Pleurococcus, Scenedesmus auch die vegetativen Zellen. Ferner werden bei Nostoc und Oscillaria sowohl Arten gefunden, die nur ein kurzes, als auch solche, die ein langes Austrocknen ertragen. Die Diatomeen scheinen aber der Regel nach wohl einen sehr weitgehenden Wasserverlust, aber nicht die völlige Lufttrockenheit auszuhalten. — Ueber die Flechten vgl. das im Text Gesagte und Schröder, l. c. p. 38.

Pilze[5]). Der vegetative Körper wird bei den meisten Pilzen, auch bei den gewöhnlichen Schimmelpilzen (II, p. 325), durch Austrocknen getödtet. Dagegen sind die verschiedenartigen Sporen, Sclerotien und anderweitige Dauerzustände der meisten Pilzarten austrocknungsfähig und bieten alle Abstufungen von Objecten, die das Austrocknen einige Tage bis zu einigen Jahren vertragen. Indess ist eine Lebensdauer von 10 Jahren bisher nur für die Conidien von Aspergillus fumigatus beobachtet, denn die Sporen der gemeinsten Schimmelpilze keimen gewöhnlich nach 1—3 Jahren, die Sporen der resistentesten Ustilagineen nach 8—9 Jahren nicht mehr. Auch bei den Myxomyceten[6]) widerstehen nur die Sclerotien und die Sporen dem Austrocknen, doch scheinen die letzteren bei den meisten Arten in $^1/_2$ bis 1 Jahre abzusterben. — Dagegen vertragen auch die vegetativen Zellen der Saccharomyces-Arten[7]) das Austrocknen, auch das Austrocknen über Schwefelsäure. Will fand nach lufttrockenem Aufbewahren viele Zellen noch nach 13 Jahren lebendig.

Bacterien[8]). Die vegetativen Formen der verschiedenen Arten bieten Beispiele dafür, dass das Austrocknen nicht, kurze oder sehr lange Zeit ausgehalten

---

1) Vgl. G. Schröder, Unters. a. d. Botan. Institut z. Tübingen 1886, Bd. 2, p. 15 u. die dort. citirte Lit.

2) W. Schimper, Rech. anatom. et morphol. s. l. mousses 1848, p. 22.

3) Vgl. Schröder, l. c. p. 14. Siehe auch Goebel, Pflanzenbiol. Schilderungen 1889, I, p. 174.

4) Vgl. Schröder, l. c. p. 21.

5) Siehe Schröder, l. c. p. 34; de Bary, Morphol. u. Biol. d. Pilze 1884, p. 368; Zopf, Pilze 1890, p. 317; Wehmer, Centralbl. f. Bacteriol. II. Abth. 1895, Bd. I, p. 217; J. Eriksson, Centralbl. f. Bacteriol. II. Abth., 1894, Bd. 4, p. 431.

6) Schröder, l. c. p. 36; de Bary, l. c. p. 483.

7) Schröder, l. c. p. 37; H. Will, Centralbl. f. Bacteriol. II. Abth., 1900, Bd. 6, p. 226.

8) de Bary, Pilze 1884, p. 515; Flügge, Mikroorganismen III. Aufl., 1896, Bd. I, p. 415; M. Ficker, Lebensdauer u. Absterben von pathogenen Keimen 1898 u. die an diesen Stellen citirte Lit. — Ueber Einfluss des totalen Austrocknens siehe II, p. 323.

wird. Soweit bekannt, vertragen die typischen Sporen zum Theil ein sehr langes Austrocknen, jedoch ist nicht ermittelt, ob in den resistentesten Sporen das Leben länger als in den widerstandsfähigsten Samen bewahrt wird. Da aber die Eigenschaften der Bacterien offenbar durch die Culturbedingungen, ferner durch den Uebergang in Dauerformen, Involutionsformen u. s. w. modificirt werden, so ist begreiflich, dass die Angaben der verschiedenen Autoren über die Lebensdauer im ausgetrockneten Zustand öfters erheblich differiren.

Sofort getödtet werden durch das Austrocknen z. B. Spirillum undula, sowie einige andere Spirillen, ferner Bacillus carotarum[1], der austrocknungsfähige Sporen bildet. Nach Kurth[2] hält die Stäbchenform von Bacterium Zopfii das Austrocknen 2—5 Tage, die Coccenform 17—26 Tage aus. Das ausgetrocknete Spirillum cholerae asiaticae stirbt in 15 Minuten oder in einigen Stunden ab, während die Typhus-, Diphtherie- und Tuberkelbacillen wochen- bis monatelanges Austrocknen vertragen. Das Verhalten bei Wasserverlust ist ökologisch von hoher Bedeutung, da durch die Luft nur diejenigen Bacterien übertragen und verbreitet werden können, die austrocknungsfähig sind.

§ 71. Osmotische Einflüsse.

Eine jede Pflanze wird mit der Zeit auch dann absterben, wenn ihr durch Verminderung des Wassergehaltes (durch Transpiration) oder durch den Aufenthalt in Salzlösungen das Wachsthum, überhaupt die zureichende functionelle Thätigkeit unmöglich gemacht ist (II, p. 137, 279)[3]. Dass aber auch in Bezug auf die Widerstandsfähigkeit gegen Salzlösungen grosse Differenzen bestehen, geht schon daraus hervor, dass zahlreiche Pflanzen nicht mehr in Lösungen gedeihen, die mit 1—2 Proc. Chlornatrium isosmotisch sind, während die Wachsthumsgrenze anderer erst in einer Lösung erreicht wird, deren osmotischer Werth 17—20 Proc. Chlornatrium entspricht (I, p. 414; II, p. 137).

Die Wirkung der Salzlösungen kann aber selbst dann, wenn die Salze unschädlich sind, nicht nach dem Erfolg bemessen werden, den die Herabsetzung des Turgors durch Transpiration hervorruft. Denn hierbei tritt einmal keine Plasmolyse ein, die durch die Abhebung des Protoplasten eigenartige Bedingungen schafft, und ferner werden durch den Wechsel der Concentration und der osmotischen Druckzustände besondere Verhältnisse und Reactionen verursacht, die namentlich bei einem plötzlichen Uebergang schädlich und tödtlich auch auf solche Organismen wirken können, die das vollständige Austrocknen vertragen.

Schon früher (II, p. 138) wurde mitgetheilt, dass verschiedene Algen, Pilze u. s. w. sehr wohl eine allmähliche Verdünnung der Lösung vertragen, während sie bei schneller Herabsetzung der Concentration durch die ansehnliche Turgorsteigerung zersprengt werden. Eine solche Tödtung wird aber auch bei plötzlicher Erhöhung der Concentration in Bacterien, Infusorien und vermuthlich in verschiedenen anderen Organismen und zwar wohl dadurch verursacht, dass aus noch aufzuklärenden Gründen eine übermässige Turgorsteigerung eintritt

1) A. Koch, Bot. Ztg. 1888, p. 298.
2) Kurth, Bot. Ztg. 1883, p. 409.
3) Ueber den Einfluss der Ueberfüllung mit Wasser vgl. II, p. 139; I, p. 163.

(II, p. 138 Anm.). So gehen nach A. Fischer[1]) z. B. Bacillus anthracis, coli, cholerae in 10—60 Minuten zu Grunde, wenn sie aus einer 0,75 proc. in eine 2 proc. Chlornatriumlösung übertragen werden, obgleich sie noch in Lösungen wachsen, die 5—7 Proc. Chlornatrium enthalten. Damit dieser Erfolg eintritt, ist es nicht nöthig, dass die Bacterien zunächst plasmolysirt werden.

Aber auch ohne Zersprengung und ohne Plasmolyse werden manche Organismen durch den schnellen Wechsel und zum Theil schon durch eine mässige Variation der Concentration geschädigt oder getödtet. Ein solches Resultat wurde z. B. von Richter[2]) mit verschiedenen Süsswasseralgen erhalten. Ferner beobachtete Stahl[3]), dass das Plasmodium von Aethalium septicum theilweise oder ganz abstarb, wenn es plötzlich in eine 2 proc. Lösung von Traubenzucker oder umgekehrt aus dieser in verdünnte Nährlösung gebracht wurde. Dagegen gedeihen verschiedene Algen u. s. w. an Flussmündungen, obgleich sie täglich den Wechsel von Meereswasser und Süsswasser auszuhalten haben (II, p. 138). Auch tritt in Schimmelpilzen nur eine transitorische Wachsthumsstörung ein, wenn z. B. die Concentration der Nährlösung plötzlich um den osmotischen Werth einer 4 proc. Chlornatriumlösung gesteigert oder vermindert wird (II, p. 31, 138).

Thatsächlich vertragen die Zellen gewisser Algen, Pilze, Bacterien und mancher höheren Pflanzen die Plamolyse und nehmen nach Ausgleichung dieser das Wachsthum wiederum auf. Bleibt aber die Plasmolyse bestehen, so wird vielfach eine neue Zellhaut gebildet (I, § 83) und besonders die so reagirenden Protoplasten bleiben in Zuckerlösung u. s. w. zuweilen ein bis einige Wochen am Leben. Andere Pflanzen, z. B. manche Arten von Spirogyra, sterben im plasmolysirten Zustand in einigen Stunden ab. Ferner werden auch durch die vorsichtigste Anwendung von Zuckerlösung diejenigen Zellen sogleich oder schnell getödtet, bei denen die Plasmolyse nur unvollständig (Blattstrahlen und Internodien von Chara und Nitella)[4]) oder, wie in einigen Urmeristemen, Pilzfäden u. s. w. gar nicht gelingt[5]).

Alle diese Erfolge werden auch bei langsamer Steigerung der Concentration und bei Anwendung des indifferenten Zuckers, also allein durch die physikalische (osmotische) Wirkung des gelösten Stoffes erzielt. Natürlich werden die Schädigung und das Absterben beschleunigt, wenn der Körper zugleich einen giftigen Einfluss ausübt. Eine schwache Giftwirkung geht in der That auch schon von Kaliumnitrat, Chlornatrium und anderen Neutralsalzen der Alkalien aus und desshalb sterben in diesen Lösungen in einigen Tagen die plasmolysirten Zellen von Moosen, Algen, Blüthenpflanzen ab, die in einer isosmotischen Zuckerlösung

1) A. Fischer, Zeitschr. f. Hygiene u. Infectionskrankheiten 1900, Bd. 35, p. 10. Vgl. II, p. 138. Ebenso werden nach J. Massart (Archiv d. Biolog. 1889, Bd. 9, p. 547) Bacterien getödtet, wenn sie in Folge chemotactischer Lockung plötzlich in eine Lösung geführt werden, in der sie bei allmählicher Accommodation leben können.

2) A. Richter, Flora 1892, p. 54. Nach G. Karsten (Die Diatomeen der Kieler Bucht 1899, p. 152) sind auch manche Diatomeen ziemlich empfindlich.

3) Stahl, Bot. Ztg. 1884, p. 166.

4) Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 724.

5) Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1893, p. 307; Reinhardt, Festschrift für Schwendener 1899, p. 425.

einige Wochen lebendig bleiben[1]). Allerdings scheint bei Pilzen und Bacterien die Wachsthumsgrenze annähernd bei einer isosmotischen Concentration von Kaliumnitrat, Chlornatrium, Zucker, Glycerin u. s. w. zu liegen[2]). Damit ist freilich nicht ausgeschlossen, dass auch auf diese Organismen die genannten Neutralsalze bei noch höherer Concentration vermöge ihrer chemischen Qualität schädlich wirken, eine Frage, die noch nicht endgiltig entschieden ist.

Da die Bacterien die Plasmolyse ausgleichen, also auch in concentrirten Lösungen nicht plasmolysirt sind, so kann die Schädigung dieser Organismen in der supramaximalen Concentration einer ungiftigen Lösung nur auf der osmotischen Wirkung des Stoffes beruhen. Jedoch befinden sich unter diesen Umständen ausserhalb und innerhalb des turgescenten Protoplasten Lösungen von hoher osmotischer Leistung, und schon desshalb bestehen andere Bedingungen als in einer Zelle, deren Turgor durch Transpiration deprimirt oder aufgehoben ist. Empirisch ist freilich noch nicht untersucht, ob unter beiderlei Bedingungen die verschiedenen Arten in Bezug auf ihre Widerstandsfähigkeit eine ähnliche Anordnung bieten. Immerhin reichen die vorliegenden Untersuchungen aus, um darzuthun, dass kein Parallelismus zwischen Austrocknungsfähigkeit und Resistenz in concentrirten Lösungen besteht, deren schädliche Wirkung im allgemeinen mit der Concentration gesteigert wird. Wie üblich erweisen sich wiederum die Sporen am resistentesten, doch bewahren auch die vegetativen Zellen von gewissen Mikroorganismen in hoch concentrirten Salzlösungen (ohne Wachsthumsthätigkeit) einige Wochen oder Monate ihr Leben, während andere in einigen Stunden absterben. Nach Freytag[3]) trat in einer concentrirten (wohl nicht völlig gesättigten) Kochsalzlösung das Absterben ein; bei dem Milzbrandbacillus nach 2 Stunden (Wachsthumsgrenze bei 7—10 proc. NaCl), bei dessen Sporen noch nicht nach 6 Monaten; bei Cholerabacillen nach 6—8 Stunden (Wachsthumsgrenze 7—9 proc. NaCl), bei Typhusbacillen nach 5 Monaten.

Wenn die Plasmolyse ertragen wird und bestehen bleibt, tritt, wie sich aus dem Gesagten ergiebt, nach kurzer oder längerer Zeit das Absterben ein. Dieses wird durch die Erhöhung der Concentration sowohl bei den austrocknungsfähigen, als den nicht austrocknungsfähigen Zellen beschleunigt, die bei Steigerung der Plasmolyse schon durch die supramaximale Wasserentziehung getödtet werden. Wie den übrigen Organen kommt eine specifisch verschiedene

---

1) Klebs, Unters. a. d. Botan. Institut zu Tübingen 1886, Bd. 2, p. 504, 548; de Vries, Mechanische Ursachen d. Zellstreckung 1877, p. 67; Pfeffer, Osmot. Unters. 1877, p. 134; R. H. True, Botanic. Gazette 1898, Bd. 26, p. 413; H. Coupin, Rev. général. d. Botan. 1898, Bd. 10, p. 187.

2) Vgl. z. B. Eschenhagen, Einfluss von Lösungen verschiedener Concentration auf Schimmelpilze 1889, p. 55; Klebs, Bedingungen d. Fortpflanzung 1896, p. 460, zum Vergleich sind die Angaben auf isosmotische Werthe umzurechnen. Ferner J. Massart, l. c. p. 547. — Nach A. Fischer (Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 64, 153) übt Chlorammonium im Vergleich zu Chlornatrium und Kaliumnitrat eine schädliche Wirkung auf Bacterien aus.

3) C. J. de Freytag, Archiv f. Hygiene 1890, Bd. 11, p. 81. Vgl. ausserdem z. B. A. Pettersen, Archiv für Hygiene 1900, Bd. 37, p. 3; C. Wehmer, Centralbl. für Bacteriol. II. Abth., 1897, Bd. 3, p. 209; Lafar, Technische Mykologie 1897, p. 193. [S. Schmidt-Nielsen, Biolog. Centralbl. 1901, Bd. 21, p. 68.]

Widerstandsfähigkeit auch den Samen zu, von denen manche z. B. im Seewasser[1]) ziemlich schnell absterben, während die Samen anderer Landpflanzen durch das Meer verbreitet werden können[2]), weil sie entweder durch das Eindringen dieser Salzlösung nicht sobald geschädigt werden, oder weil sie durch ihren Bau gegen das Eindringen des Meerwassers geschützt sind.

Abschnitt V.

Chemische Einflüsse.

§ 72. Allgemeines über Gifte.

Eine giftige Wirkung schreiben wir einem jeden Körper zu, der vermöge seiner chemischen Qualität schon in geringer oder erst in grösserer Dosis (in verdünnter oder concentrirter Lösung) im Organismus (im Protoplasten) eine functionelle Störung hervorruft, die mit der Zeit oder bei Einführung einer grösseren Menge des Stoffes sehr bald eine Schädigung bezw. den Tod des Organismus zur Folge hat[3]). Demgemäss wird, wie schon früher erwähnt ist (I, p. 409; II, p. 76), auch von vielen anorganischen und organischen Nährstoffen eine Giftwirkung ausgeübt, die z. B. bei den neutralen Salzen des Kaliums und Natriums erst bei hoher Concentration (II, p. 330), bei den Salzen des Eisens, sowie bei freien Säuren und Alkalien schon in grosser Verdünnung hervortritt. Ausserdem kommt eine schwache oder starke Giftwirkung vielen anderen Stoffen, auch solchen zu, die der Pflanze in der Natur normalerweise nicht begegnen. Wie immer die Wechselwirkung im Protoplasten sein mag, durch welche die Schädigung in einem concreten Falle veranlasst wird, soviel ist jedenfalls bekannt und aus den allgemeinen Erörterungen (II, § 63, 64) zu entnehmen, dass eine benachtheiligende Störung erst bei einem specifisch verschiedenen Schwellenwerth eintritt; dass ferner eine schwache oder transitorische Störung überwunden werden kann, dass aber ein etwas stärkerer Eingriff mit der Zeit oder eine intensive Einwirkung sogleich tödtlich wirken.

Wie schon betont (II, p. 287), haben wir auch die Giftwirkungen nur vom physiologischen Standpunct zu behandeln und demgemäss nicht eine Uebersicht der verschiedenen Gifte und Intoxicationen zu liefern. Wohl aber entspricht es unserer Aufgabe, an Beispielen darzuthun, dass die Pflanzen, ebenso wie die Thiere, eine specifisch verschiedene Giftempfindlichkeit besitzen, und dass gewisse Differenzen in Anpassung an die besondere Lebensweise ausgebildet sind.

---

1) Vgl. Thuret, Archiv. d. scienc. physiqu. et naturell. d. Génève 1873, Bd. 47, p. 177.

2) Schimper, Pflanzengeographie 1898, p. 32.

3) Ueber den Begriff »Gift« vgl. z. B. R. Kobert, Lehrbuch d. Intoxicationen 1893, p. 9; A. J. Kunkel, Handb. d. Toxicologie 1899, p. 1. — Die Schädigungen durch die osmotische (physikalische) Wirkung (II, § 71) werden üblicherweise nicht als Giftwirkungen bezeichnet.

Ein schönes Beispiel sind die obligaten Anaeroben, die zum Theil schon durch eine sehr geringe Partiärpressung des Sauerstoffes getödtet werden, während die meisten Aeroben noch in einem Gasgemisch wachsen, in dem der Sauerstoff viel dichter ist, als in unserer Luft (I, p. 548; II, p. 131). Weiter sind viele Bacterien gegen freie Säure sehr empfindlich, die in grosser Menge von einzelnen Bacterien und gewissen Pilzen ertragen wird[1]. Bei dem Zusammenleben solcher Organismen werden also die empfindlichen durch die von den unempfindlicheren producirte und secernirte Säure lahm gelegt und getödtet (I, p. 515). Gleiches findet statt, wenn sich in derselben Flüssigkeit Hefezellen, die bis 14 Proc. Alkohol erzeugen, und andere Organismen befinden, die bei einem Alkoholgehalt von 2—10 Proc. zu Grunde gehen[2]. Ferner vertragen die Schwefelbacterien (I, p. 531) viel Schwefelwasserstoff[3]. Die Hefezellen, sowie gewisse Bacterien leben in einer mit Kohlensäure übersättigten Flüssigkeit, in der manche anderen Bacterien nicht fortkommen. Die meisten Landpflanzen sterben mit der Zeit in einer Luft ab, die 4—20 Proc. Kohlensäure enthält[4]. Die Nitrat- und die Nitritbacterien werden zweckentsprechend sogar durch geringe Mengen von Zucker, Pepton und einigen anderen Verbindungen gehemmt, die als die besten Nährstoffe für andere Pilze bekannt sind (II, p. 129). Jedoch ist in diesem Falle sachgemäss dafür gesorgt, dass ein Absterben als Folge der functionellen Hemmung erst nach sehr langer Zeit eintritt.

Das Vorstehende liefert zugleich Beispiele dafür, dass eine Pflanze gegen die eigenen Producte minder empfindlich ist (vgl. auch I, p. 515), und ein solches Verhältniss dürfte im Pflanzenreich sowie im Thierreich[5] die Regel sein. Ob diese Regel auch für Alkaloide und für andere vegetabilische Gifte zutrifft[6], muss freilich erst durch kritische Untersuchungen entschieden werden, in denen auch die Aufnahmefähigkeit in den Protoplasten und die Thatsache berücksichtigt werden müssen, dass ein giftiger Körper ohne Nachtheil für die Pflanze in grosser Menge gespeichert sein kann (I, p. 82; II, § 73), und dass z. B. die Blausäure erst nach der Tödtung der Zelle abgespalten wird (I, p. 494). Nach den vorliegenden Erfahrungen sind aber thatsächlich die verschiedenen Pflanzen in einem ungleichen Grade gegen ein bestimmtes vegetabilisches Gift empfindlich. Uebrigens scheinen verschiedene Alkaloide[7], wie z. B. Morphium,

---

1) Bd. I, p. 485, 515. Ferner J. F. Clark, Botanical Gazette 1899, Bd. 28, p. 318.

2) I, p. 567. Ueber die Giftigkeit des Alkohols für verschiedene Pflanzen vgl. ferner Bokorny, Pflüger's Archiv 1896, Bd. 64, p. 284; Clark, l. c. p. 384; F. L. Stevens, ibid. 1898, Bd. 26, p. 385.

3) Nach W. Kühne (Zeitschr. f. Biolog. 1898, N. F. Bd. 18, p. 67) ist Schwefelwasserstoff für Chara nur in geringem Grade giftig.

4) I, p. 316. Weitere Angaben bei Frank, Krankheit. d. Pflanzen II. Aufl., 1894, Bd. I, p. 307; Lopriore, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 28, p. 531; Fränkel, Zeitschr. f. Hygiene 1889, Bd. 5, p. 322; Freudenreich, Beiheft z. Botan. Centralbl. 1894, Bd. 4, p. 457.

5) Für Thiere vgl. L. Lewin, Lehrb. d. Toxicologie II. Aufl., 1897, p. 423.

6) Vgl. Schübler, Flora 1827, p. 757; Ch. Cornevin, Compt. rend. 1891, Bd. 113, p. 274; H. de Varigny, Rev. général. d. Botan. 1892, Bd. 4, p. 407.

7) Ueber Giftigkeit der Alkaloide vgl. Th. Bokorny, Pflüger's Archiv 1896, Bd. 64, p. 299; G. Schwarz, Wirkungen von Alkaloiden auf Pflanzen. Erlanger Dissertation 1897; E. Overton, Vierteljahrsschrift der Naturf. Gesellsch. in Zürich 1896, Bd. 41, p. 401; 1899, Bd. 44, p. 108; J. F. Clark, Botanical Gazette 1899, Bd. 28, p. 394; Flügge, Mikroorganismen II. Aufl., 1896, Bd. I, p. 472; W. Sigmund, Versuchsstat.

für die meisten Pflanzen nicht übermässig giftig zu sein, während u. a. dem Strychnin vielfach eine stärkere Giftwirkung zuzukommen pflegt.

Auffallend verschieden ist die Empfindlichkeit gegen Kupfersalze. Denn während Spirogyra und manche andere Algen schon absterben, wenn sich 1 Theil Kupfer in 1000 Millionen Theilen Wasser befindet[1]), vermag Penicillium glaucum noch merklich in einer Lösung zu wachsen, die 21 Proc. $CuSO_4$ (1 Moleculargewicht in 0,75 Liter) enthält[2]). Zwar hemmt diese Kupferlösung das Wachsthum mehr, als sie vermöge ihrer osmotischen Leistung thun würde, jedoch sind die Kupfersalze nicht als ein ernstliches Gift für dieses Penicillium zu betrachten, da dessen Conidien sogar in einer gesättigten Lösung von Kupfersulfat (die bei 20 C. 25,5 Proc. $CuSO_4$ enthält) lange Zeit lebendig bleiben. Eine solche Widerstandsfähigkeit gegen Kupfersalze kommt aber keineswegs allen Schimmelpilzen zu. Denn nach Pulst wachsen Aspergillus niger, Botrytis cinerea, Mucor mucedo eben noch oder gar nicht mehr in einer Lösung, die 0,016 Proc. $CuSO_4$ (1 Mol. in 1000 Liter) enthält. Noch empfindlicher sind z. B. die Sporen von Ustilagineen[3]), die bekanntlich durch Beizen des Getreides mit Kupfervitriol getödtet werden, und augenscheinlich giebt es auch Pilze, die zwar noch nicht so empfindlich wie eine Spirogyra, aber doch nicht widerstandsfähiger sind als Blüthenpflanzen. Ebenso werden viele Bacterien durch

---

1896, Bd. 47, p. 1 u. die an diesen Orten citirte Lit. Einige weitere Angaben auch in der I. Aufl. dieses Buches Bd. II, p. 454.

1) Nägeli, vgl. Bd. I, p. 104. Das aus einer Kupferblase destillirte Wasser wirkt desshalb der Regel nach giftig auf Spirogyra und ähnliche Algen. Vgl. auch E. B. Copeland und L. Kahlenberg, Transact. of the Wisconsin Academy of Sciences 1899, Bd. 12, p. 454. Reines destillirtes Wasser ist nicht giftig für diese Algen und andere Pflanzen. Siehe auch Loew und E. Schulze, Landwirth. Jahrb. 1891, Bd. 20, p. 235. [P. Deherain und Demoussy, Compt. rend. 1901, Bd. 132, p. 532.] Ueber die Darstellung von reinem destillirtem Wasser vgl. auch die Bd. I, p. 409 citirten Arbeiten von Molisch und Benecke. — Für Organismen, die nur bei einer gewissen osmotischen Leistung der Lösung leben können (I, p. 415), ist natürlich reines Wasser schädlich. Nach Ficker (Lebensdauer und Absterben von pathogenen Keimen 1898, p. 71) scheint das auch bei bestimmten Bacterien der Fall zu sein.

2) Dass auf Penicillium glaucum Kupfer nicht besonders giftig wirkt, ist schon lange bekannt. (Jäger, Flora 1843, p. 486; Chatin, ebenda 1845, p. 214; Preuss, Bot. Ztg. 1848, p. 409; J. de Seynes, Bullet. d. l. soc. botan. d. France 1895, p. 451, 482.) Neuerdings wurde die Frage in meinem Institut von Herrn Pulst untersucht, dessen noch nicht veröffentlichten Studien die obigen Angaben entnommen sind. Augenscheinlich ist aber nicht ein jeder Pilz, der seiner Form nach als Penicillium glaucum anzusprechen ist, in gleichem Maasse resistent, da öfters der Grenzwerth für das Wachsen bei 1—3 Proc. Kupfersulfat gefunden wurde. (Vgl. J. F. Clark, Botanic. Gazette 1899, Bd. 28, p. 393.) Es muss also dahin gestellt bleiben, ob es sich um verschiedene Arten oder um besonders resistente Varietäten handelt. (Ueber Accommodation siehe II, p. 337.) Zu beachten ist also, dass in den Untersuchungen von Pulst nur der in so hohem Grade widerstandsfähige Pilz verwandt wurde. — Kupfernitrat wirkt wie Kupfersulfat; vgl. II, § 74.

3) E. Wüthrich, Zeitschr. f. Pflanzenkrankheit. 1892, Bd. 2, p. 93. Weitere Lit. über Pilze und Blüthenpflanzen bei A. Tschirch, Das Kupfer 1893, p. 44. Ferner Clark, l. c.; F. L. Stevens, Botan. Gazette 1898, Bd. 26, p. 385 (Pilze); L. Kahlenberg u. R. True, Botanic. Gazette 1896, Bd. 22, p. 96; F. D. Heald, ebenda 1896, Bd. 22, p. 139 (Phanerogamen); H. J. Coupin, Compt. rend. 1900, Bd. 127, p. 400; Frank, Arbeit. a. d. Biolog. Abth. f. Land- u. Forstwirthschaft 1900, I, Heft 2, p. 127; H. Devans, Compt. rend. 1901, Bd. 132, p, 717.

eine geringe Kupfermenge getödtet, während z. B. die Sporen von Bacillus anthracis[1]) gegen Kupfer sehr resistent sind.

Die hohe Resistenz des Penicillium glaucum gegen Kupfer bedingt aber keineswegs eine besonders grosse Widerstandsfähigkeit gegen alle Gifte oder auch nur gegen andere Metallgifte. Allerdings ist Zinksulfat nach Pulst nicht schädlicher als Kupfersulfat, und ebenso verträgt Penicillium glaucum viel arsenige Säure. Dagegen ist dieser Pilz gegen die Salze von Cobalt, Quecksilber, Thallium nur wenig und vielleicht zum Theil gar nicht widerstandsfähiger als Aspergillus und die anderen oben genannten Schimmelpilze. Voraussichtlich werden aber bestimmte andere Gifte energischer auf Penicillium glaucum wirken, als auf die anderen Schimmelpilze und auf andere Pflanzen[2]).

Im allgemeinen sind übrigens die Salze der Schwermetalle sehr giftig, und die Salze von Quecksilber und Silber gehören zu den stärksten Giften[3]). Am wenigsten giftig scheinen der Regel nach die Mangansalze zu sein, wenn sich gegen diese auch nicht alle Pflanzen so indifferent verhalten wie Penicillium glaucum, dessen Wachsthumsgrenze nach Pulst erst erreicht ist, wenn die Lösung 37,7 Proc. $MnSO_4$ enthält (1 Mol. in 0,4 Liter), während die Wachsthumsgrenze dieses Pilzes z. B. bei 8 Proc. $Fe_2(SO_4)_3$ (1 Mol. in 5 Liter) liegt. Einen sehr geringen Einfluss hat, wie schon bemerkt, das Zinksulfat, das auch für verschiedene andere Schimmelpilze ein mässig starkes, für die Phanerogamen u. s. w. aber ein sehr starkes Gift ist (I, p. 431).

Ebenso wie die Anordnung nach dem Nährwerth (I, § 66) ergiebt auch die Anordnung nach der relativen Giftigkeit bei verschiedenen Organismen eine differente Reihenfolge. Zumeist ist jedoch aus einer Giftwirkung auf Thiere auch auf eine Giftwirkung auf Pflanzen zu schliessen. Jedoch ist es nach dem Gesagten nicht auffallend, wenn z. B. die für die höheren Thiere so überaus giftigen Stoffe Ricin und Abrin (vielleicht noch andere Toxalbumine) wenigstens für gewisse Algen schwache Gifte sind[4]). Da aber speciell die giftige Wirkung des Kohlenoxyds auf der Verdrängung des im Blute gebundenen Sauerstoffs beruht, so ist es begreiflich, dass dieses Gas auf Pflanzen nicht oder kaum schädlich wirkt[5]). Es scheint dieses auch für diejenigen Bacterien zu gelten, in denen Sauerstoff in ähnlicher Weise gebunden wird wie durch Hämoglobin (I, p. 554). Immerhin ist es möglich, dass es Ausnahmen giebt, da ja sogar der indifferente Wasserstoff auf Pelomyxa palustris eine schädliche Wirkung ausübt[6]).

Mit der Entwickelung wird die Widerstandsfähigkeit einmal schon durch

---

1) B. Krönig u. Th. Paul, Zeitschr. f. Hygiene u. Infectionskrankh. 1897, Bd. 25, p. 63. Weitere Lit. Tschirch, l. c. p. 46.

2) Das von Clark (l. c. p. 399) benutzte Penicillium glaucum war z. B. gegen freie Säuren nicht so resistent, wie zwei andere Arten von Schimmelpilzen.

3) Eine Tabelle über die von Clark gefundene relative Giftwirkung bei Clark, l. c. p. 396.

4) Bokorny, Pflüger's Archiv f. Physiolog. 1896, Bd. 64, p. 305.

5) Bd. I, p. 309. — Nach A. J. Kunkel (Centralbl. f. Physiol. 1900, Bd. 13, p. 565) ist jedoch das Kohlenoxyd schon für die kaltblütigen Thiere kein Gift. [A. Mosso, Compt. rend. 1900, Bd. 131, p. 483.]

6) L. Čelakovsky, Bullet. international d. l'Academ. d. scienc. d. Bohême 1898, p. 23. Nach P. Samassa (Einwirkung von Gasen auf d. Protoplasmaströmung u. s. w. 1898, p. 12) wirkt Wasserstoff auch schädlich auf Froscheier.

die Ausbildung der Cuticula, überhaupt durch die Erschwerung der Giftaufnahme (vgl. II, § 73), ausserdem aber ohne Frage auch vielfach durch die Verschiebung der Eigenschaften des Protoplasten modificirt. Durch eine solche Veränderung wird offenbar erzielt, dass die Sporen der Bacterien[1]) giftfester, die Conidien gewisser Schimmelpilze[2]) aber etwas empfindlicher sind, als die vegetativen Theile.

Weiter wird die Empfindlichkeit gegen Gifte durch die Aussenbedingungen verschoben. In dieser Hinsicht haben wir bereits gehört, dass die ausgetrockneten Organismen fast unempfindlich gegen giftige Gase sowie gegen Alkohol, Schwefelkohlenstoff u. s. w. und die in diesen Medien gelösten Gifte sind (II, p. 324). Andererseits dürfte in vielen Fällen die Giftwirkung auf die turgescente Pflanze durch die Erhöhung der Temperatur gesteigert werden[3]).

Die Wirkung eines Giftes kann ferner bei Gegenwart von anderen Stoffen durch die Ausfällung aufgehoben oder durch die Entstehung von wirksameren oder unwirksameren Verbindungen modificirt werden (vgl. II, § 72, 73). Ausserdem wird durch die alleinige Anwesenheit von Chlornatrium, Chlorcalcium u. s. w. in Pollenkörnern und wohl in verschiedenen Organen von Pflanzen eine Schädigung hervorgerufen, die in einer completen anorganischen Nährlösung, sowie in destillirtem Wasser unterbleibt[4]). Vielleicht ist dieses in gewissen Fällen die Folge einer Massenwirkung, indem z. B. durch die Verdrängung des Kaliums oder Calciums die Constitution des Protoplasten verändert und dadurch das Absterben veranlasst wird[5]). Jedoch tritt eine derartige Reaction nicht in allen Pflanzen ein, da Pilze und Bacterien sogar concentrirte Lösungen von Chlornatrium u. s. w. vertragen (II, § 71), obgleich eine grosse Menge von Kochsalz nachweislich in den Protoplasten der Bacterien eindringt (I, p. 121). Uebrigens ist auch noch nicht erwiesen, dass die erwähnten Schädigungen in so einfacher Weise durch die Verdrängung eines Körpers zu Stande kommen, da sie z. B. auch eine Folge davon sein könnten, dass, wie in so vielen Fällen, durch eine einseitige Inanspruchnahme eine functionelle Disharmonie geschaffen wird (II, p. 279). — Wie weit ferner in gegebenen Fällen durch die physiologische Wirkung eines Stoffes die Eigenschaften (Stimmung) einer Pflanze derart verändert werden, dass die Empfindlichkeit gegen ein bestimmtes Gift gesteigert oder vermindert wird[6]), ist noch nicht näher untersucht.

---

1) Brefeld, Unters. ü. d. Spaltpilze 1878, p. 11 (Sep. a. d. Sitzungsb. der naturf. Freunde zu Berlin). Weitere Lit. bei Tschirch, Das Kupfer etc. 1893, p. 45; Flügge, Mikroorganismen III. Aufl., 1896, p. 451; Krönig und Paul, Zeitschr. f. Hygiene 1897, Bd. 25, p. 1.

2) J. F. Clark, Botanic. Gazette 1899, Bd. 28, p. 400.

3) Vgl. z. B. Flügge, l. c. p. 450; O. Loew, Natürl. System d. Giftwirkungen 1893, p. 8; A. Heider, Centralbl. f. Bacteriol. 1891, Bd. 9, p. 321; N. Chudiakow, Centralbl. f. Bacteriol. II. Abth. 1898, Bd. 4, p. 391. — Die Angabe von G. Schwartz (Wirkung von Alkaloiden auf Pflanzen 1897, p. 48), das Licht wirke schädlicher bei Gegenwart von Alkaloiden, bedarf einer kritischen Prüfung.

4) B. Lidforss, Jahrb. f. wiss. Bot. 1896, Bd. 29, p. 36; 1899, Bd. 33, p. 232. — Nach Correns (Bot. Ztg. Orig. 1896, p. 26) wirken Kalksalze schädlich auf Drosera.

5) Vgl. J. Loeb, Americ. Journal of Physiol. 1900, Bd. 3, p. 327.

6) Ueber antagonistische Gifte vgl. Kunkel, Toxicologie 1899, p. 36. — Ferner gehört hierher die Frage der Immunisirung, vgl. z. B. Flügge, l. c. p. 341.

Ebenso wie Menschen und Thiere[1]) besitzen auch die Pflanzen die Fähigkeit, sich bei allmählicher Steigerung der Inanspruchnahme (der Dosis) an ein bestimmtes Gift derart zu gewöhnen, dass nunmehr eine Quantität des Giftes ertragen wird, die vor der Accommodation tödtlich gewirkt haben würde. Eine derartige Adaptation anaerober Bacterien an eine höhere Sauerstoffpressung wurde schon früher besprochen (II, p. 131). Ferner wird nach Sorel[2]) das Wachsthum der Bierhefe schon durch 170 mgr Fluorwasserstoff im Liter sistirt, während die accommodirte Hefe noch in einer Flüssigkeit wächst, die 1000 mgr Fluorwasserstoff im Liter enthält. Auch geht aus den Studien verschiedener Forscher[3]) hervor, dass sich Bacterien an höhere Dosen von Metallgiften gewöhnen. So fand z. B. Trambusti, dass Friedländer's Pneumoniebacillus nach der Accommodation in einer Flüssigkeit wuchs, die in 2000 Theilen 1 Theil Quecksilberchlorid enthielt, obgleich dieses Gift zuvor schon bei einer Verdünnung von 1 : 15 000 tödtlich wirkte. Weiter vermögen die in einer sauren Flüssigkeit erwachsenen Bacterien eine grössere Menge freier Säure auszuhalten, als diejenigen Bacterien, welche in einer alkalischen Nährlösung erwuchsen[4]). Ausserdem gelang es Pulst (vgl. II, p. 334), Penicillium glaucum durch eine allmähliche Steigerung an eine höhere Concentration von Nickel-, Cobalt-, Cadmium- und Quecksilbersalzen zu gewöhnen. Bei diesem Pilze gelingt eine Verschiebung der Grenzconcentration des Kupfersulfates offenbar desshalb nicht, weil dieses Salz die kupferfrei erwachsenen Conidien nicht tödtet und so ermöglicht, dass die Conidien bezw. die aus ihnen hervortretenden Hyphen sich einer jeden Kupferlösung anpassen, die noch Wachsthum zulässt. Die Accommodation wird aber in diesem Falle dadurch bemerklich, dass die Keimung und die Entwickelung langsamer von statten gehen, wenn die zur Aussaat verwandten Conidien einer kupferfreien Cultur entnommen wurden, als wenn dieselben von einem auf Kupferlösung erwachsenen Individuum stammen.

In allen diesen und ähnlichen Fällen handelt es sich (in analoger Weise wie z. B. bei der Steigerung der Festigkeit durch Zugreize u. s. w.) um physiologische Reactionen, durch welche in Folge der Erhöhung der Inanspruchnahme eine grössere Widerstandsfähigkeit hergestellt wird. Auch die so erhöhte Giftfestigkeit geht nach Beseitigung der Inanspruchnahme allmählich in einigen Generationen (also mit einiger Nachwirkung) verloren. Jedoch ist nicht ausgeschlossen, dass es fernerhin gelingt, eine Rasse zu erziehen, in welcher die gesteigerte Giftfestigkeit erblich fixirt ist[5]).

Aus dem Umstand, dass eine hohe Immunität gegen einen Stoff keine generelle Giftfestigkeit bedingt, ist auch zu entnehmen, dass sich die

---

1) Vgl. z. B. Kobert, Lehrb. der Intoxicationen 1893, p. 151; O. Loew, Giftwirkungen 1893, p. 80; C. B. Davenport, Experimental Morphology 1897, Bd. I, p. 30 (Infusorien etc.).

2) M. E. Sorel, Compt. rend. 1894, Bd. 118, p. 253.

3) M. G. Kossiakoff, Annal. d. l'Institut Pasteur 1887, Bd. I, p. 465 (Borsäure, Quecksilberchlorid); A. Trambusti, Centralbl. f. Bacteriol. 1893, Bd. 13, p. 673. Vgl. auch Dieudonné, Biolog. Centralbl. 1895, Bd. 15, p. 109.

4) Flügge, l. c. p. 457. — Ueber Accommodation von Flagellaten an Strychnin vgl. Klebs, Unters. a. d. Botan. Institut zu Tübingen 1883, Bd. I, p. 289.

5) Vgl. Bd. II, p. 241. — Möglicherweise giebt es unter den erblich fixirten Heferassen solche, die auch eine inhärente erhöhte Alkoholfestigkeit gewonnen haben.

Steigerung der Giftfestigkeit zunächst nur auf die veranlassende Verbindung erstreckt. Ob damit unter Umständen zugleich eine erhöhte Immunität gegen eine Gruppe von Körpern gewonnen wird, die in gleicher oder ähnlicher Weise auf den Organismus wirken, ist noch nicht entschieden. Nach einigen Versuchen, die Pulst mit Schimmelpilzen anstellte, scheint allerdings durch die Accommodation an ein Metallgift die Giftigkeit eines anderen Metallgiftes nicht vermindert zu werden. Ebenso ist z. B. aus Thierversuchen bekannt, dass durch die Anzüchtung der Ricinfestigkeit die Resistenz gegen Abrin nicht verändert wird und umgekehrt[1]).

Bei Beachtung aller dieser Verhältnisse und der allgemeinen Erörterungen in § 63 und 64 ist es selbstverständlich, dass auch in Bezug auf die Giftwirkung eine genaue Fixirung des Maximums und Ultramaximums nicht möglich ist. Zudem wird die Scala für die relative Wirkung verschiedener Gifte erheblich verschieden ausfallen können, wenn man das einemal das Nichtwachsen, das anderemal die Tödtung als Markstein wählt.

In der Natur spielen Giftwirkungen bei der Concurrenz und der wechselseitigen Beeinflussung der Mikroorganismen (I, p. 515), ausserdem bei der Schädigung höherer Pflanzen durch die Secrete von Parasiten eine mehr oder minder hervorragende Rolle. Ausserdem treten im natürlichen Kreislauf (I, § 51), insbesondere in Bezug auf die chlorophyllführenden Pflanzen die Giftwirkungen zurück, die in den meisten Fällen durch die dauernde Fortführung der Kohlensäure und die ausgezeichnete absorbirende und entgiftende Wirkung des Bodens vermieden werden[2]). Immerhin werden gelegentlich durch Vulkane, durch flüchtige oder lösliche Fabrik- und Hüttenproducte, durch Leuchtgas, durch Seewasser u. s. w. erhebliche Schädigungen verursacht[3]).

Soweit der Einfluss von Stoffen, auch von giftigen Stoffen, zur Characterisirung physiologischer Eigenschaften und zum Studium bestimmter vitaler Functionen nutzbar gemacht werden kann, ist und wird derselbe in den entsprechenden Kapiteln dieses Buches behandelt. Ich erinnere an die Sistirung und Separirung gewisser Sensibilitäten und Bewegungsvorgänge, an die Veranlassung und Beeinflussung von Bewegungsvorgängen und Stoffwechselprocessen in der ganzen Pflanze und im einzelnen Protoplasten. Die Partiärpressung des Sauerstoffes und der Kohlensäure ist ebenfalls an geeigneter Stelle behandelt, und in Bd. I, § 73—75 sind Angaben über die Bedeutung und das Vorkommen verschiedener Gifte zu finden (vgl. auch II, § 30—32). Ebenso werden in den beiden folgenden Paragraphen einige Giftwirkungen mit Rücksicht auf physiologische Probleme besprochen.

Vom toxicologischen Standpunct haben wir indess die Gifte und die Intoxicationen nicht zu besprechen. Die ältere Literatur ist bei de Candolle[4]),

---

1) Kobert, l. c. p. 151; Loew, l. c. p. 80.

2) Bd. I, § 28; Tschirch, Das Kupfer 1893, p. 13; R. Otto, Landwirth. Jahrb. 1896, Bd. 25, p. 1007.

3) Frank, Krankheit. d. Pflanzen II. Aufl., 1895, Bd. I, p. 313; Sorauer, Botan. Centralbl. 1899, Bd. 80, p. 50 u. s. w. — Ueber die Widerstandsfähigkeit von Samen, Sporen etc. im Magen der Thiere siehe F. Ludwig, Biolog. d. Pflanzen 1895, p. 365; F. Huth, Botan. Jahresb. 1888, Bd. I, p. 566.

4) A. P. de Candolle, Physiologie végétale 1832, Bd. 3, p. 1324.

Treviranus[1]) und Göppert[2]), die neuere zum Theil bei Frank[3]) zusammengestellt. Weitere Literatur über höhere und theilweise auch über niedere Pflanzen findet sich in den citirten Arbeiten von Sigmund, Bokorny, Tschirch, Schwartz, Overton, Kahlenberg und True, Heald, Copeland u. s. w.

Eine Zusammenstellung über einige Erfahrungen an Pilzen bringt Zopf (Pilze 1890, p. 219). Weiteres ist aus den citirten Arbeiten von Wüthrich, Stevens, Clark etc. zu ersehen. Der Einfluss von Giften auf Bacterien ist vielfach studirt. Die hauptsächlichste Literatur ist bei Flügge (Mikroorganismen II. Aufl., Bd. I, p. 446) zusammengestellt (vgl. u. a. auch die früher citirten Arbeiten von Krönig und Paul u. s. w.). Bei der Desinfection ist natürlich immer zu beachten, dass die Entwickelungshemmung leichter erzielt wird, als die Abtödtung. So wird z. B. nach Koch (Flügge, l. c. p. 466) das Wachsthum des vegetativen Milzbrandbacillus durch Carbolsäure bei einer Verdünnung von 1 : 1250 erheblich, bei 1 : 850 vollständig gehemmt, während eine Abtödtung in kürzerer Zeit erst bei 0,25—0,5 Proc. Carbolsäure erfolgt. Die Sporen dieses Bacillus vermögen aber sogar in 5proc. Carbolsäure einige Tage auszuhalten.

§ 73. Näheres über Giftwirkungen.

Die Wirkung eines Giftes beruht wie die Wirkung eines Nähr- oder Reizstoffes auf der specifischen Wechselwirkung zwischen dem hinzutretenden chemischen Agens und dem Protoplasten. Auch werden durch eine genügend geringe Giftmenge nur ungefährliche oder vielleicht sogar nutzbringende physiologische Reactionen hervorgerufen, die natürlich ebenso zu berücksichtigen sind, wie die stärkeren Intoxicationen, welche durch eine grössere Störung schädigend oder tödtlich wirken. Die durch ein Gift verursachten physiologischen Vorgänge sind also ebensogut die Folgen einer chemischen Reizwirkung, wie alle Reactionen, die durch einen Nährstoff oder irgend einen anderen Stoff ausgelöst werden (I, § 3; II, § 20). Uebrigens werden verschiedene Nährstoffe bei Ueberschreitung einer gewissen Concentration zu entschiedenen Giften (II, p 332), und vermuthlich wird die Mehrzahl der anderweitigen specifischen Reizstoffe (II, § 30 bis 32) bei genügender Menge giftig wirken.

Die Gifte, überhaupt die chemischen Einflüsse, verursachen aber, wie das auch für die Thiere bekannt ist, nicht nur eine Hemmung, sondern auch eine transitorische oder dauernde Beschleunigung der Gesammtthätigkeit oder einzelner Functionen. So wird durch eine geringe Dosis der verschiedensten Gifte die Wachsthums- und Athmungsthätigkeit (Stoffwechselthätigkeit) gesteigert und demgemäss auch eine erhöhte Wärmeproduction veranlasst[4]). Zu diesen Reizerfolgen zählen ferner die Erweckung oder die Beschleunigung der Wachsthumsthätigkeit in ruhenden Organen durch Chloroform sowie andere chemische Reize (II, § 30, 60), die unter Umständen eine Beschleunigung der Bewegungen

1) Treviranus, Pflanzenphysiol. 1838, Bd. 2, p. 721.
2) Göppert, De acidi hydrocyanici vi in plantas commentatio 1827.
3) Frank, Krankheiten d. Pflanzen II. Aufl., 1894, Bd. I, p. 310.
4) I, p. 409, 575; II, p. 127 u. Kap. XVI. — Ueber die Beschleunigung der Athmung siehe auch die neueren Arbeiten von B. Jacobi, Flora 1899, p. 289; M. N. Morkowine, Rev. général. d. Botan. 1899, Bd. 11, p. 289.

bestimmter Organe oder des Protoplasmas veranlassen. Durch eine erhöhte Giftwirkung wird freilich mit oder ohne ein Excitationsstadium eine Hemmung der Partialfunctionen oder der Gesammtthätigkeit verursacht und schon dieserhalb ist es möglich, dass bei einer empfindlichen Pflanze oder bei Anwendung eines specifisch wirkenden Giftes eine Beschleunigung nicht erzielbar ist. Uebrigens wird die Wachsthumshemmung der Nitrit- oder Nitratbacterien durch sehr geringe Mengen von Zucker, also durch einen Körper bewirkt, der gegenüber anderen Organismen ungiftig und zudem für die meisten Pflanzen einer der besten organischen Nährstoffe ist (II, p. 129).

Da die Partialfunctionen im allgemeinen in einem ungleichen Grade beeinflusst werden, so ist es begreiflich, dass auch durch bestimmte Giftwirkungen (chemische Einflüsse) die Wachsthums- und Bewegungsthätigkeit, aber nicht die Stoffwechsel- und Athmungsthätigkeit sistirt werden. Ob die letztgenannten Functionen unter solchen Umständen sogar beschleunigt werden, ist noch nicht erwiesen, aber wohl möglich. Jedenfalls tritt bei Erhöhung der Temperatur endlich Wachsthums- und Bewegungsstarre ein, obgleich die Athmung dauernd gesteigert wird (I, § 105). Alle derartigen Separationen sind aber wichtige Hilfsmittel der physiologischen Forschung, und vielfach ist bereits die Wirkung von Aether, Chloroform oder anderen Stoffen benutzt, um Sensibilitäten oder mechanische Actionen des Organismus auszuschalten oder herabzusetzen (vgl. II, p. 338).

Aus den Erfahrungen über chemische Reize ergiebt sich bereits, dass, wie nicht anders zu erwarten, auch die formative Thätigkeit durch giftige Stoffe in verschiedener Weise beeinflusst wird. Alle diese Reactionen sind zugleich Belege für die modificirte Thätigkeit im Protoplasten, die z. B. in der ätherisirten Spirogyra dadurch sichtbar wird, dass sich der Kern nicht mehr durch mitotische, sondern durch amitotische Kerntheilung vermehrt (II, § 12). Ausserdem lassen sich im Protoplasma durch verschiedene chemische Einwirkungen weitgehende reversible Deformationen hervorrufen (II, Kap. XV).

Durch eine Intoxication werden also in der Pflanze ebenso wie in dem Thiere bestimmte, aber je nach der chemischen Qualität und auch nach der Menge des Giftes verschiedene Reactionen hervorgerufen. In Bezug auf diese kann natürlich ebensowenig, wie in Bezug auf die normalen Functionen ein principieller Unterschied zwischen Pflanzen und niederen Thieren bestehen (I, p. 275, 447). Bei den höheren Thieren gesellen sich aber in Folge der höheren Differencirung und Arbeitstheilung Reactionserscheinungen hinzu, die wie die Veränderung der Herzthätigkeit, der Athmungsbewegungen u. s. w. bei niederen Organismen nicht in Frage kommen.

Die sichtbaren Vorgänge in der ganzen Pflanze und im Protoplasma sind aber, wie ich nochmals betone (vgl. I, Kap. I; II, § 1, 39), nur die Folgen von Reactionen, die durch die primäre Wechselwirkung im Protoplasma veranlasst werden. In diese entscheidenden primären Wechselwirkungen haben wir auch in Bezug auf die chemischen Agentien (also auch in Bezug auf die Gifte) entweder gar keine oder doch nur eine ungenügende Einsicht (I, § 66, 77). Jedoch ist offenbar gerade das Verhalten des Protoplasten gegen Stoffe verschiedener chemischer Qualität in hervorragendem Maasse dazu berufen, Mittel für eine gewisse Aufklärung über die unbekannten Bauverhältnisse und

Eigenschaften des Protoplasmas zu liefern (II, p. 287). Da der Protoplast auch für die Giftwirkungen allein entscheidend ist, so dürfen wir uns bei unseren principiellen Betrachtungen an die einzelne Zelle halten. Es ist dieses umsomehr erlaubt, als sich aus dem complexen Bau einer höher differencirten Pflanze nur dieselben Verwickelungen und Besonderheiten ergeben, die schon mit Rücksicht auf die Aufnahme und den Transport der nöthigen und unnöthigen Stoffe, sowie in Bezug auf die correlative Verkettung der Organe und Zellen behandelt wurden (I, § 26, 27, Kap. X; II, Kap. VII). Es ist auch selbstverständlich, dass eine Gewebezelle gar nicht oder nur wenig von dem Gifte afficirt wird, wenn dieses zu der Zelle nicht oder nur in geringer Menge gelangt, weil es in den zu durchwandernden Zellen und Geweben gebunden und zurückgehalten wird.

Aber auch in einer isolirten Zelle wird das Gift nur in dem Maasse zu den Protoplasten gelangen, als es die umhüllende Zellhaut passirt. Desshalb kann durch eine schwer durchlässige cuticularisirte Zellhaut erzielt werden, dass der Protoplast in einer hochgiftigen Lösung nicht geschädigt wird, weil an ihn in der Zeiteinheit nicht mehr Molecüle des giftigen Körpers anprallen, als bei leichter Durchlässigkeit der Zellhaut in einer bis zur Unschädlichkeit verdünnten Lösung. Ein solches Resultat liefern in der That die mit einer schwer durchlässigen Cuticula umkleideten Haare u. s. w., und an diesen ist auch leicht zu beobachten, dass z. B. giftige Anilinfarben, Ammoniak u. s. w. nur sehr langsam in den Protoplasten gelangen[1]).

Zu einer giftigen (oder ernährenden) Wirkung eines Stoffes genügt aber nicht der Contact mit dem Protoplasten, sondern es ist eine Wechselwirkung mit diesem, also im allgemeinen das Eindringen in das Protoplasma nothwendig. Sehr anschaulich wird dieses durch verschiedene Anilinfarben, z. B. durch Methylenblau demonstrirt, das bei Anwendung einer in das Protoplasma eindringenden Verbindung schon in sehr grosser Verdünnung (zum Theil bei 1 : 1 Million) giftig wirkt, in Form einer nicht diosmirenden Verbindung aber ohne Nachtheil bis zu mehr als 1 Proc. im Zellsaft gespeichert wird[2]). Ebenso übt das nicht diosmirende gerbsaure Methylenblau keine giftige Wirkung auf den Protoplasten aus. Natürlich kann ein Gift auch unschädlich gemacht werden, indem es in dem Protoplasma in eine ungiftige Verbindung übergeführt wird, oder indem es z. B. in der Zellwand in eine nicht diosmirende Verbindung übergeht. Es ist desshalb sehr wohl verständlich, dass sich z. B. in manchen Blüthenpflanzen eine grosse Menge von Zink anhäuft, obgleich die diosmirenden Salze dieses Metalles sehr giftig sind (I, p. 431). Durch das Vorkommen einer ansehnlichen Menge eines Giftes in der Pflanze wird also nicht schlechthin eine grosse Unempfindlichkeit des Protoplasmas gegen dieses Gift angezeigt (vgl. II, p. 333). Uebrigens wird auch schon, analog wie durch die Cuticula, durch

---

1) Bd. I, § 15, 16, 21; Pfeffer, Unters. aus d. Botan. Institut zu Tübingen 1886, Bd. II, p. 201 etc.

2) Bd. I, p. 82, 103; Pfeffer, Unters. a. d. Botan. Institut zu Tübingen 1886, Bd. II, p. 184 u. s. w. Analog verhält sich Methylviolett, dessen diosmirende Salze viel giftiger sind, als die des Methylenblau. — Nach Overton (Vierteljahrsschrift d. Naturf. Gesellsch. zu Zürich 1896, Bd. 41, p. 403; 1899, Bd. 44, p. 108) dringen die Salze der Alkaloide langsamer ein, als die freien Basen, und wirken dementsprechend minder giftig.

eine schwierige Permeabilität der Hautschicht das Eindringen verlangsamt und dadurch die giftige Wirkung einer gegebenen Lösung herabgesetzt werden können.

Die specifisch verschiedene Empfindlichkeit gegen eine bestimmte Verbindung wird aber nicht immer durch eine differente Aufnahmefähigkeit des Protoplasten, sondern vielleicht sogar in den meisten Fällen durch die besonderen Eigenschaften und Reactionsfähigkeiten des Protoplasmas der einzelnen Arten erzielt. So besitzen z. B. verschiedene Arten eine sehr ungleiche Resistenz gegen freie Säuren (II, p. 333), obgleich diese nachweislich sehr leicht in das Protoplasma eindringen (I, p. 83). Gleiches gilt für Alkohol, Aether, Chloroform und noch andere Stoffe[1]), die ebenfalls auf verschiedene Pflanzen in einem ungleichen Grade giftig wirken.

Dagegen ist die Unempfindlichkeit von Penicillium glaucum gegen die zumeist überaus giftigen Kupfersalze (II, p. 334) mit dem Nichteindringen der Kupfersalze in das Protoplasma verknüpft. Denn Pulst fand in der auf einer sehr kupferreichen Lösung erwachsenen Pilzdecke so wenig Kupfer, dass dieser geringe Gehalt vielleicht nur durch das nicht vollkommene Abwaschen, sowie durch eine gewisse Fixirung von Kupfer in den Zellwänden und in den Inhaltsmassen der abgestorbenen Zellen der Pilzdecke bedingt war. Jedenfalls bleibt dieser Kupfergehalt weit hinter der Menge zurück, welche die Pilzdecke enthalten müsste, wenn das Kupfersalz diosmirte. Denn dann würde (abgesehen von einer Speicherung) sich im Zellsaft u. s. w. eine gleich concentrirte Kupferlösung wie in der Aussenflüssigkeit finden, und dieser Gleichgewichtszustand würde während der längeren Culturzeit sicherlich selbst dann hergestellt werden, wenn das Kupfersalz nur langsam eindringt.

Die Plasmahaut muss also bei Penicillium derart beschaffen sein, dass bei Berührung mit concentrirter Kupferlösung ihre lebendigen Eigenschaften nicht zerstört werden. Denn wenn eine solche Veränderung vor sich ginge, würden die Tödtung des Protoplasten und das Eindringen der Kupferlösung in das Innere die unvermeidlichen Folgen sein. Ein solcher Erfolg wird in der That allgemein durch giftige Metallsalze (I, p. 93), also z. B. durch Quecksilberchlorid auch bei Penicillium glaucum erzielt, dessen Plasmahaut sich nur gegenüber Kupfersalzen ungewöhnlich verhält. Ob nun diese absonderliche Eigenschaft z. B. dadurch hergestellt ist, dass speciell bei Penicillium die Baustoffe der Plasmahaut nicht mit Kupfersalzen reagiren, oder dadurch, dass an der Grenzfläche des Protoplasten in Contact mit der Kupferlösung eine Niederschlagsmembran (I, p. 90) entsteht, die das Eindringen des Kupfers verhindert, müssen fernere Untersuchungen entscheiden[2]).

---

1) Vgl. Bd. I, § 16. Neuerdings hat Overton (l. c.) für verschiedene Körper das zum Theil sehr schnelle Eindringen nachgewiesen. — Auch Kohlenoxyd dringt schnell in den Protoplasten.

2) Das eigenthümliche Verhalten von Penicillium liefert ein weiteres Beispiel für die specifische Verschiedenheit der Plasmahäute, von der schon in Bd. I, § 17 und 18 (vgl. auch § 22) die Rede war. Bei dieser Gelegenheit und ebenso in meinen früheren Schriften ist nachdrücklich hervorgehoben, dass die Grenzschicht des Protoplasmas nicht schlechthin wie ein Molecularsieb wirkt, sondern dass insbesondere auch Stoffe passiren, die vermöge der wechselseitigen Affinitäten (Anziehung), sei es mit oder ohne chemische Bindung, in die Grenzschicht des Protoplasmas eindringen. Overton

Jedenfalls kann die Widerstandsfähigkeit von Penicillium gegen sehr concentrirte Lösungen nicht darauf beruhen, dass zwar das Kupfer dauernd eindringt, die erzielte Schädigung aber fortwährend durch die Gegenreaction des Protoplasten eliminirt wird. Denn ein derartiger Erfolg ist doch nur gegenüber geringen Giftmengen möglich, die vielleicht auch in das Protoplasma von Penicillium ihren Weg finden. Falls das zutrifft, bleibt doch unentschieden, ob das Protoplasma von Penicillium durch ein eingedrungenes Kupfersalz ebenso leicht vergiftet wird, wie das Protoplasma anderer Pflanzen. — Beachtenswerth ist übrigens, dass bei Thieren verschiedene giftige Schwermetalle nicht durch das intacte Darmepithel resorbirt werden[1]).

§ 74. Fortsetzung.

Bei einer jeden Giftwirkung muss die Wissenschaft bestrebt sein, einmal den Ort des Angriffes und ferner die maassgebende Wechselwirkung nach Möglichkeit aufzudecken. Thatsächlich ist auch der einzelne Protoplast ein gegliederter Organismus (I, § 7), dessen einzelne lebendigen Organe sicherlich in einem ungleichen Grade empfindlich sind. Dafür spricht auch das vorhin behandelte Verhalten des Protoplasten von Penicillium gegen Kupfer. Ferner ist bei der Einwirkung gewisser Gifte zu constatiren, dass der Kern[2]) zuerst abstirbt. Auch ist zu vermuthen, dass die Anilinfarben in demjenigen Organ (also z. Th. im Kern, z. Th. im Cytoplasma) am intensivsten giftig wirken, in welchem

---

(Vierteljahrsschrift d. naturf. Gesellsch. in Zürich 1899, Bd. 44, p. 106; Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 34, p. 670) greift also von den verschiedenen generell angedeuteten Modalitäten nur einen speciellen Fall heraus, wenn er annimmt, dass das Eindringen allgemein davon abhängig sei, dass der Körper vermöge seiner Löslichkeit in Oel und ölartigen Stoffen (Cholesterin, Lecithin) in die Plasmahaut aufgenommen werde. Thatsächlich ist auch von mir auf die Möglichkeit hingewiesen, dass die Permeabilität der Grenzschicht vielleicht durch Imprägniren mit fettartigen Stoffen regulirt werde. Selbst wenn dieses Mittel eine ausgedehnte Rolle spielen sollte, so kann doch die Aufnahme schon desshalb nicht allein von der Löslichkeit in ölartigen Stoffen abhängen, weil nachweislich Proteinstoffe oder doch andere Stoffe hervorragend an dem Aufbau der Grenzschicht betheiligt sind (I, p. 93) und demgemäss ebenso die Wechselwirkung mit diesen Stoffen eine Rolle spielen muss. Solche Wechselwirkungen werden in der That durch das Erstarren der Plasmahaut bei Einwirkung verdünnter Lösungen von Säuren, von Quecksilberchlorid etc. demonstrirt, und augenscheinlich finden die Schwermetalle gerade durch diese Verbindung (oder Anlagerung) ihren Weg in das Innere. Ein näheres Studium wird sicherlich zeigen, dass viele Stoffe leicht passiren, die in den fettartigen Stoffen nicht oder nur in geringem Grade löslich sind, und dass mit der Löslichkeit in diesen Stoffen nicht immer ein leichtes Eindringen in den Protoplasten verknüpft ist. In dieser Hinsicht liegt vielleicht ein Specialfall in dem eigenthümlichen Verhalten des Penicillium gegen Kupfer vor, da wenigstens gewisse Verbindungen dieses Metalls in Fetten löslich sind, unser Pilz aber das Kupfer weder aus dem Nitrat, Sulfat u. s. w., noch aus der alkalischen Lösung aufnimmt, die mit Hilfe von Rohrzucker oder Weinsäure hergestellt ist. Jedenfalls zeigen diese und andere Erfahrungen, dass die Aufnahme nicht immer mit genau denselben Mitteln erzielt und regulirt wird.

1) Kunkel, Toxicologie 1899, p. 119.

2) Pfeffer, Unters. a. d. Botan. Institut zu Tübingen 1886, Bd. II, p. 206, 276; Klemm, Jahrb. f. wiss. Botan. 1895, Bd. 28, p. 687.

sie während des lebendigen Zustandes am stärksten gespeichert werden[1]). Vielleicht bringt es aber der Aufbau aus gleichen oder verwandten Stoffen mit sich, dass die genannten Organe des Protoplasmas nur in einem graduell verschiedenen Maasse afficirt werden. Wenigstens wird bei genügend intensiver Wirkung der bisher näher untersuchten Gifte endlich ebensowohl der Kern, wie das Cytoplasma abgetödtet. Auch folgt z. B. aus dem Stillstand der Protoplasmaströmung bei der Einwirkung von Chloroform, Aether und anderen Stoffen, dass diese Körper direct auf das Cytoplasma, also nicht etwa allein auf den Zellkern u. s. w. wirken, da durch die genannten Stoffe die Plasmaströmung auch nach der vollständigen Entfernung des Zellkerns sistirt wird (I, p. 44).

Ohne Frage sind auch die verschiedenen Zellen und Organe derselben Pflanze in einem ungleichen Grade empfindlich. Jedoch wird dann, wenn ein Blatt von einer Intoxication allein betroffen wird, die Pflanze im allgemeinen nicht mehr geschädigt werden, wie durch eine vollständige Entfernung des Blattes, während ein Thier durch ein Gift getödtet wird, das z. B. nur in dem Herzen weitgehende Störungen hervorruft.

Die primären Wechselwirkungen werden naturgemäss je nach der chemischen Qualität des eintretenden und einwirkenden Körpers verschiedenartig ausfallen, jedoch wird eine völlige Einsicht erst dann möglich sein, wenn die Eigenschaften des in Reaction tretenden Protoplasmas genügend bekannt sind. Im allgemeinen ist aber verständlich, dass z. B. freie Säuren und Alkalien vermöge ihrer chemischen Affinitäten im Protoplasma schädliche oder tödtliche Umsetzungen hervorrufen, und dass in solcher Weise auch alle diejenigen fremdartigen Körper wirken, welche mit den eiweissartigen oder den anderweitigen Baustoffen des Protoplasmas eine benachtheiligende Verbindung eingehen oder mit denselben in irgend einer Weise in eine energische Reaction treten. Jedoch ist es wohl möglich, dass schon durch eine lockere chemische Bindung oder durch eine physikalische Fixirung (Adsorption[2]) oder ferner durch eine katalytische Wirkung eine tiefgreifende und tödtliche Störung bewirkt wird. Auf einer lockeren Bindung scheinen z. B. die z. Th. sehr energischen Giftwirkungen von Anilinfarben, Chloroform, Aether, Alkaloiden zu beruhen. Dagegen vermuthet Nencki[3]), dass die toxischen Eiweissstoffe wie Enzyme, also katalytisch wirken. Jedenfalls ist es klar, dass z. B. ein Protoplast absterben wird, wenn die aufbauenden Eiweissstoffe durch eine hinzutretende proteolytische Enzymart energisch gespalten werden. Ausserdem ist sehr wohl möglich, dass durch die katalytische Beschleunigung oder Verlangsamung einer oder einiger Partialfunctionen eine schädliche oder tödtliche functionelle Störung hervorgerufen wird. Aus den katalytischen Wirkungen ist zugleich zu entnehmen, dass ein Körper, um giftig zu wirken, durchaus nicht mit einem Bestandtheil des Protoplasmas in Verbindung treten oder in den Stoffwechsel gerissen werden muss. Uebrigens werden auch die giftigen Anilinfarben nicht verarbeitet, und dasselbe dürfte zumeist für die giftigen Alkaloide, für Chloroform und noch andere giftige Stoffe gelten.

---

1) Pfeffer, l. c. p. 273; D. H. Campbell, Unters. a. d. Botan. Institut zu Tübingen 1888, Bd. 2, p. 569. Einige weitere Literatur ist Bd. I, p. 82 citirt.

2) In Bd. I, p. 63 ist darauf hingewiesen, dass keine scharfen Grenzen zwischen physikalischer und chemischer Bindung bestehen.

3) Vgl. O. Loew, System d. Giftwirkungen 1893, p. 68.

Die Wirkung der Säuren, soweit dieselbe von der Acidität abhängt (vgl. II, § 74), beruht vermuthlich auf einer Salzbildung, d. h. auf der Beschlagnahme von Stoffen, die mit den Proteinstoffen in irgend einer Weise verkettet sind[1]). Jedenfalls wird durch eine starke Säure schon bei grosser Verdünnung im Protoplasma eine körnige Ausscheidung von Proteinstoffen und eine Aufhebung der lebendigen Plasticität bewirkt[2]). Die bekannten Eigenschaften der todten Proteinstoffe lassen es auch begreiflich erscheinen, dass im Protoplasma durch Alkalien eine Verquellung und anscheinend Lösungsvorgänge verursacht werden (Klemm, l. c. p. 664). Auch die Wirkung der giftigen Schwermetalle dürfte auf einer Bindung von aufbauenden Proteinstoffen beruhen[3]). Ebenso sind Formaldehyd und andere Körper, die in irgend einer Weise energisch mit verschiedenartigen Eiweissstoffen reagiren (sofern sie eindringen), starke Plasmagifte.

Dagegen gehen Anilinfarben, Chloroform, Aether, Alkaloide u. s. w. keine fixe Verbindung ein, da diese Stoffe nach dem Uebertragen der Zelle in Wasser ziemlich schnell entfernt werden (vgl. II, p. 346). Diese Vorgänge lassen sich sehr schön bei der Darbietung einer stark verdünnten Lösung des sehr giftigen Methylvioletts oder Cyanins durch Färbung und Entfärbung des lebendigen Protoplasmas verfolgen[4]). Durch diese Beobachtungen, sowie durch die Thatsache, dass der Farbstoff besonders energisch in gewissen differencirten Theilchen des Cytoplasmas gespeichert wird, ist indess die Ursache der Giftwirkung noch nicht aufgeklärt. Es bleibt sogar unentschieden, ob es sich um eine chemische oder physikalische Bindung handelt, da nachweislich mit Hilfe von Dissociation und der Massenwirkung auch die chemisch gebundenen Farbstoffe und andere Stoffe aus der lebenden Zelle ausgelaugt werden können[5]). Möglicherweise wirken manche dieser Körper insofern analog wie das Kohlenoxyd auf die Blutkörperchen (II, p. 335), als durch die lockere Bindung des sich anhäufenden Giftes ein unter den normalen Verhältnissen vorhandener Körper verdrängt und dadurch die schädliche Beeinflussung herbeigeführt wird[6]). Sind dann die Bedingungen für eine derartige Reaction in dem Protoplasma einer bestimmten Art nicht vorhanden, so übt der bezügliche Stoff auf diese Pflanze keine giftige Wirkung aus. Ferner beweisen z. B. die Enzyme, welche sogar die optischen Antipoden einer Verbindung intact lassen (I, p. 371, 503), dass schon eine geringe Structurverschiedenheit in den plasmatischen Baustoffen ausreichen kann, um ein verändertes Verhalten gegenüber einem bestimmten Körper (Gifte) zu verursachen.

In den specifischen Eigenthümlichkeiten von Penicillium und anderen Organismen liegt zugleich eine Mahnung, dass man mit der Verallgemeinerung selbst dann vorsichtig sein muss, wenn es sich um einen Körper handelt, der nach den vorliegenden Erfahrungen ein ganz generelles Gift zu sein scheint. Ebenso ist

1) In Bd. I, p. 490 ist dargethan, dass das Protoplasma nicht in allen Fällen alkalisch sein muss.

2) Vgl. Bd. I, p. 93; P. Klemm, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 28, p. 658. Die zerstörende Wirkung von concentrirten Säuren und Alkalien ist hier nicht in Betracht gezogen.

3) Kunkel, Handbuch d. Toxicologie 1890, p. 118.

4) Pfeffer, Unters. a. d. Botan. Institut zu Tübingen 1886, Bd. 2, p. 252; dieses Buch Bd. I, p. 80.

5) Bd. I, p. 107. — Die in der animalischen Toxicologie aufgestellte Theorie, das Chloroform lagere sich den lecithinartigen Bestandtheilen des Protoplasmas an, basirt auf der Löslichkeit des Chloroforms in diesen und ölartigen Stoffen. Vgl. Kunkel, l. c. p. 389. [E. Overton, Studien über Narkose 1901.]

6) Dass vielleicht in gewissen Fällen das Kalium durch Natrium u. s. w. verdrängt wird, ist II, p. 336 erwähnt.

es nicht erlaubt, aus bekannten Reactionen gegenüber todten Proteinstoffen u. s. w. schlechthin auf die Wirkungsweise eines Stoffes in dem Protoplasma zu schliessen, das als ein complexer Organismus verschiedenartige Angriffspuncte bietet. So ist u. a. auch die zunächst naheliegende Annahme nicht zutreffend, dass die Verdichtung des Sauerstoffes durch Vermehrung der Athmungsthätigkeit tödtlich wirke, da die physiologische Verbrennung thatsächlich mit der Steigerung der Partiärpressung des Sauerstoffes vermindert wird (I, p. 549).

Wir haben hier aber nicht weiter auf bestimmte Gifte und die Theorien über die Art ihres primären Wirkens einzugehen, da durch die derzeit vorliegenden Erfahrungen unsere Einsicht in den Aufbau und das Getriebe des lebendigen Protoplasten nicht erweitert wird[1]).

Die Fähigkeit des Organismus, eine gewisse Giftwirkung zu ertragen und zu überwinden, entspricht durchaus dem allgemein erörterten Verhalten gegenüber der Aussenwelt (II, § 63, 64). Denn ebenso wie in einer ungünstigen inframaximalen Temperatur vermag die Pflanze in einer constanten inframaximalen Concentration eines Giftes zu leben und zu wachsen, wenn sich auch unter diesen Bedingungen bereits gewisse Hemmungen und Störungen geltend machen. Ferner treten sowohl in einer supramaximalen Temperatur als auch in einer supramaximalen Concentration eines Giftes Störungen ein, die nur dann nicht zum Tode führen, vielmehr überwunden werden, wenn die Pflanze rechtzeitig in normale Aussenbedingungen zurückversetzt wird. Unter diesen Umständen ergiebt sich die auf Ausgleichung berechnete Thätigkeit, abgesehen von allen Gegenreactionen des Organismus, schon als eine nothwendige Folge des Strebens, den, den neuen Bedingungen entsprechenden Gleichgewichtszustand herzustellen. Dieser kann aber bei einer Giftwirkung natürlich nur dann erreicht werden, wenn die aufgenommene giftige Substanz in irgend einer Weise entfernt oder unschädlich gemacht wird.

Bei Stoffen, die wie Anilinfarben, Aether, Chloroform, Alkaloide u. s. w. im Protoplasma in einer dissociirenden Form gebunden werden, genügt, wie schon erwähnt ist (II, p. 345), die Uebertragung des Organismus in eine grössere Menge eines giftfreien Wassers, um eine allmähliche Entfernung des Giftes herbeizuführen, eine Ausscheidung, die bei Aether und anderen flüchtigen oder gasförmigen Körpern auch bei dem Aufenthalt in reiner Luft eintritt. Sofern eine solche Dissociation besteht, bedarf es zu der Ausscheidung des Giftes keiner besonderen Action des Protoplasmas. Diese ist aber dann nöthig, wenn erst durch diese Thätigkeit eine partielle Zersetzung und Abspaltung und damit die Bedingungen für den diosmotischen Austritt, also für eine vollständige Ausscheidung des Giftes aus der Zelle geschaffen werden[2]). Auf diese Weise wird z. B. durch die Production von etwas freier Säure die vollständige Zersetzung des gerbsauren Methylenblaus und die Beseitigung dieses Farbstoffes aus der Zelle bewirkt (I, p. 107). Auch ist nach einer transitorischen intensiven Einwirkung von Methylviolett oder Cyanin gut zu verfolgen, wie allmählich die

1) Es gilt dieses auch für die vielen theoretischen Speculationen in Loew's System d. Giftwirkungen 1893.

2) Die hohe Bedeutung der Massenwirkung in dem physiologischen Getriebe wurde von mir vielfach hervorgehoben. Vgl. Bd. I, p. 107, 519.

Färbung und die Deformationen im Cytoplasma wieder schwinden. Das geschieht auch dann, wenn der Farbstoff dem Cytoplasma durch eine Speicherung in dem Zellsaft entzogen wird[1]). Dieser Fall liefert also zugleich ein anschauliches Beispiel dafür, dass ein Gift zwar in der Zelle verbleibt, aber durch die Ueberführung in eine nicht diosmirende Verbindung und durch die Unterbringung an geeigneter Stätte unschädlich gemacht wird.

Eine Unschädlichmachung des Giftes wird sicherlich auf verschiedene Art und z. B. in den Wurzelhaaren von Trianea bogotensis dadurch erzielt, dass das eingedrungene Bismarckbraun an absterbende Cytoplasmapartien gebunden und mit diesen in den Zellsaft ausgestossen wird[2]). In diesem und in den anderen angeführten Beispielen wird der giftige Körper durch einen präformirten Stoff gebunden, und sofern dieser (wie z. B. die Gerbsäure) nicht regulatorisch nachgebildet[3]) wird, kann nur eine begrenzte Menge von Gift festgelegt werden. In Hinsicht auf das gesammte selbsregulatorische Walten im Organismus (vgl. Bd. I, § 93) ist aber nicht zu bezweifeln, dass in bestimmten Fällen auch Reactionen erweckt werden, die auf die Festlegung oder Beseitigung des Giftes abzielen. Eine solche reactionelle Thätigkeit ist schon darin ausgesprochen, dass das Protoplasma Abweichungen von seinem Normalzustand selbstregulatorisch ausgleicht, also z. B. nach einer leichten Ansäuerung die alkalische Reaction wieder herstellt (Bd. I, p. 490). Sollte, was ja möglich ist, dauernd für Neutralisation der sehr allmählich zutretenden Säure gesorgt werden, so würde damit die Giftwirkung dieser verdünnten Säure vermieden und zugleich ein Salz geschaffen werden, das durch Exosmose beseitigbar ist. Vielleicht werden öfters Phenole und andere Gifte in exosmirende unschädlichere Verbindungen übergeführt[4]). Auch die Verbrennung des Alkohols ist ein Beispiel für die Beseitigung eines Körpers durch den Stoffwechsel unter Bildung von Producten, die nach bekannten Gesetzen durch Diosmose aus der Zelle entfernt werden.

Jedenfalls wird also die Eliminirung des Giftes und der Giftwirkung nicht immer mit denselben Mitteln bewirkt. Wenn somit der Protoplast durch die regulatorische Bildung einer Säure (I, § 86) die schädliche Wirkung eines Alkali vermeidet, so folgt daraus nicht, dass sich der Organismus stets oder auch nur mit Vorliebe durch Production eines Gegengiftes gegen einen giftigen Körper zu schützen sucht. Ebenso wird die Steigerung der Widerstandsfähigkeit eines Organismus (durch Accommodation II, p. 337) sicherlich nicht in allen Fällen durch die vermehrte Production und durch die directe oder physiologische Wirkung eines Gegengiftes (Antitoxins etc.) erzielt[5]). Denn bei der Accommodation an höhere Temperatur oder an die concentrirte Lösung eines indifferenten Stoffes muss die Erhöhung der Resistenz jedenfalls auf andere Weise zu Stande kommen. Die Mittel, durch welche diese und ähnliche Veränderungen erzielt werden, sind zur Zeit ebenso unbekannt, wie die Verschiebungen, durch welche z. B.

---

1) Pfeffer, Unters. a. d. Botan. Institut z. Tübingen 1886, Bd. 2, p. 248, 259, 274.
2) Pfeffer, l. c. p. 262.
3) Vgl. Bd. I, p. 493.
4) Ueber derartige Vorgänge im Thierkörper vgl. Kunkel, Toxicologie 1899, p. 10, 391.
5) Ueber Toxine und Schutzstoffe siehe z. B. das Referat von Oppenheim in Biolog. Centralbl. 1899, Bd. 19, p. 799.

die Eigenschaften und auch die Widerstandsfähigkeit desselben Protoplasten in verschiedenen Entwickelungsstufen modificirt werden. Wie sich bei Wirkungen von Organismen auf einander die Verhältnisse in Folge von Reactionen und Gegenreactionen verwickelter gestalten, ist in Bd. I, p. 515 angedeutet und kann hier nicht näher behandelt werden.

Unter den Mitteln, die schon in der einzelnen Zelle als Schutz- und Abwehreinrichtungen gegen Gifte in Frage kommen, sind möglicherweise auch active Secretionen in Betracht zu ziehen (vgl. Bd. I, § 23). Ferner haben wir gehört, dass die Aufnahme von Kupfersalzen in Penicillium glaucum vielleicht durch eine besondere Wechselwirkung mit dem Protoplasten dieses Pilzes verhindert wird. Der Regel nach finden freilich die Gifte in einer geeigneten Verbindung den Weg in den Protoplasten, und auch bei den Thieren werden die meisten Gifte nach der Einführung in den Magen resorbirt. Ein Vermeiden der Gifte kommt nur bei den freibeweglichen vegetabilischen Organismen in Frage, unter denen aber nur gewisse mit einer Sensibilität und einem Reactionsvermögen ausgestattet sind, das sie veranlasst, einzelne schädliche Stoffe (z. B. Säuren und Alkalien) zu fliehen[1]).

Nach der Einführung einer begrenzten Giftmenge (durch Injection, durch transitorische Berührung mit der Lösung u. s. w.) wird sich der Verlauf einer nicht tödtlichen Intoxication im allgemeinen aus dem allmählichen Anschwellen und aus dem sich anschliessenden allmählichen Schwinden der Störung zusammensetzen. Dagegen stellt sich in einer Zelle, die in einer giftigen Lösung von constanter, aber inframaximaler Concentration verweilt (ebenso wie in constanter inframaximaler Temperatur), ein Gleichgewichtszustand ein, der so lange anhält, als die äusseren und inneren Bedingungen unverändert bleiben. Unter diesen Umständen befindet sich also im Protoplasma dauernd eine bestimmte Menge des giftigen Körpers, gleichviel ob dieser vermöge der relativen Affinitäten im Inneren der Zelle angehäuft ist oder nicht[2]). Dieser Gleichgewichtszustand ist stets die Resultante aus den verschiedenen Affinitäten und anderweitigen Factoren, und er wird sich thatsächlich nur in einem stetigen Wechsel erhalten, wenn der Protoplast fortwährend das eindringende Gift in irgend einer Weise umsetzt oder beseitigt, und durch diese Thätigkeit die Bedingungen für das continuirliche Nachdringen des Giftes herstellt. Ist diese auf die Beseitigung der Störung abzielende Thätigkeit gering, wird ferner durch die fortschreitende Bindung des giftigen Körpers dessen Anhäufung verursacht und damit zugleich seine Wirkung gesteigert, so wird mit der Zeit eine sehr verdünnte Lösung tödtlich wirken. So ist es zu verstehen, dass z. B. Spirogyra in einer äusserst verdünnten Kupferlösung abstirbt (I, p. 104).

Durch die Ermittelung der Concentration, die bei constantem und continuirlichem Wirken noch ertragen wird, bezw. tödtlich ist, werden (analog wie für die Temperatur u. s. w.) für einen giftigen Körper Maximum und Ultramaximum bestimmt. Auf diese Weise lassen sich also die relative Giftigkeit von zwei Körpern,

---

1) Pfeffer, Unters. a. d. Botan. Institut zu Tübingen 1888, Bd. 2, p. 627. Vgl. dieses Buch Bd. II, Kap. XIV.

2) Nach dem Verdünnen einer Methylviolettlösung lässt sich demgemäss eine Abnahme der Färbung des Protoplasmas wahrnehmen.

sowie die Sensibilität von zwei verschiedenen Zellen (Organismen) gegenüber demselben Gifte vergleichen. In der That ist dieser Maassstab in rein wissenschaftlicher Hinsicht wichtiger, als die Kenntniss der Gewichtsmenge eines Giftes, die pro Gewichtseinheit des Versuchsthieres gegeben werden muss, um einen bestimmten Grad von Intoxication hervorzurufen. Denn wenn man aus practischen Rücksichten auf dieses Maass angewiesen ist, um die richtige Dosis für einen Menschen oder ein höheres Thier zu kennzeichnen, so bleibt doch dabei unbestimmt, in welcher Concentration das Gift an den sensiblen Elementen angreifen muss, um den beobachteten Effect zu erzielen[1]).

Nach den allgemeinen Erörterungen in II, § 63, 64, in denen ohnehin die Giftwirkungen berücksichtigt wurden, ist es selbstverständlich, dass ein Organismus in einer hypermaximalen Concentration, und zwar je nach der Ueberschreitung des Maximums und nach der Natur des Giftes, schnell oder auch erst nach sehr langer Zeit geschädigt wird und abstirbt. Dieses Verhalten, das Overton[2]) als progressives Wirken bezeichnet, ist also keineswegs eine ausschliessliche Eigenthümlichkeit der Giftwirkungen. Ebenso können in dem Organismus sowohl durch die Wärme, als durch ein Gift in Folge einer transitorischen supramaximalen Einwirkung derartige Störungen verursacht sein, dass trotz der Rückkehr in normale Verhältnisse mit der Zeit der Tod erfolgt. Ein solcher Erfolg ist also auch möglich, wenn kein Gift in der Zelle verbleibt, jedoch kann natürlich auch durch einen solchen Verbleib eine Nachwirkung verursacht werden.

§ 75. Giftwirkung und chemische Constitution.

Wie schon erwähnt wurde (II, p. 344), ist es verständlich, dass freie Säuren und Alkalien, sowie gewisse andere Stoffe generelle Gifte sind, jedoch bringt es die ungenügende Bekanntschaft mit dem chemischen und physikalischen Aufbau des Protoplasmas mit sich, dass wir in den meisten Fällen nicht voraussagen können, ob ein Körper von bekannter chemischer Structur mit dem Protoplasma in eine Wechselwirkung treten muss, die eine Schädigung zur Folge hat. Im allgemeinen lässt sich also nur empirisch ermitteln, ob ein bestimmter Körper als Gift oder als Nährstoff zu betrachten oder indifferent ist[3]). In beiderlei Hinsicht geht zudem aus den specifischen Differenzen hervor, dass die verschiedenartigen Protoplaste in Bezug auf ihre Reactionsfähigkeit (chemische Qualität) nicht identisch sind und in einzelnen Fällen erheblich von einander abweichen. Die Erfahrungen lehren ausserdem, dass der Nährwerth und ebenso die Giftwirkung zweier Körper von ähnlicher chemischer Structur sehr verschieden und dass Nährwerth und Giftwirkung zweier Körper von verschiedener chemischer Structur ähnlich sein können[4]).

---

1) Vgl. z. B. Overton, Vierteljahrsschrift der Naturf. Gesellsch. in Zürich 1899, Bd. 44, p. 128; Kunkel, Toxicologie 1899, p. 4.

2) Overton, l. c. p. 128.

3) Vgl. insbesondere Bd. I, p. 370.

4) Näheres z. B. bei O. Loew, System d. Giftwirkungen 1893, p. 44, 92, 129 u. s. w.; A. J. Kunkel, Toxicologie 1899, p. 391, 402 etc.; E. Overton, Vierteljahrsschrift d. Naturf. Gesellsch. in Zürich 1899, Bd. 44, p. 124; W. R. H. True und C. G. Hunkel, Botan. Centralbl. 1898, Bd. 76, p. 398 (Phenole); C. Wehmer, Chemiker-Zeitung 1897, Nr. 10 (Benzoesäuren).

Demgemäss kann der physiologische Werth eines Körpers schon durch eine geringe chemische Structuränderung erheblich modificirt werden, und ferner hat eine gleichsinnige Aenderung (Condensation, Substitution etc.) in zwei verschiedenen Verbindungen durchaus nicht immer eine gleichsinnige Verschiebung der physiologischen Wirkungsweise zur Folge. Dem entsprechen auch die Erfahrungen, nach denen z. B. zwar oft, aber doch nicht ausnahmslos, die Giftigkeit der Kohlenstoffverbindungen durch die Einführung von Chloratomen oder von Nitrogruppen gesteigert wird, nach denen ferner die Substitution von Wasserstoff durch Hydroxyl, Methyl, Aethyl etc., die Einführung von Amidogruppen u. s. w. zum Theil eine Verminderung, zum Theil eine Erhöhung der giftigen Eigenschaften verursacht. Auch pflegen die giftigen Eigenschaften bei den Alkoholen, aber nicht bei allen Verbindungen mit der Vergrösserung des Moleculargewichtes zuzunehmen. Eine solche Zunahme tritt (soweit es die Wirkung der freien Säure betrifft) natürlich auch dann ein, wenn durch die Einführung von Carboxylgruppen der Säurecharacter gewonnen oder gesteigert wird. Alle diese und andere Erfahrungen sind aber, wie schon früher betont wurde (I, p. 371; II, p. 340), desshalb von hohem Werthe, weil aus den Reactionen mit bekannten Körpern bis zu einem gewissen Grade Schlüsse auf die Constitution des Protoplasmas, bezw. gewisser Theile des Protoplasten gezogen werden können.

Die verschiedenartigen Kohlenstoffverbindungen beweisen ohne weiteres, dass die physiologische Wirkung eines einheitlichen Körpers durch die besondere Verkettung der Atome und der aus diesen formirten Gruppen bedingt ist, also keineswegs schon den isolirten Gruppen und den Atomen innewohnt. Bei der Spaltung einer Verbindung setzt sich die physiologische Wirkung natürlich, ebenso wie in einem Gemisch, aus den Partialwirkungen der distincten Verbindungen zusammen[1]). Dasselbe gilt auch in Bezug auf die Dissociation der Electrolyte in Ionen, durch die es bedingt ist, dass z. B. ein Metall (soweit es auf dieses ankommt) in den verschiedenen dissociirenden Salzen in derselben Weise chemisch reagirt[2]) und physiologisch wirkt. Bei einer partiellen Dissociation kann aber natürlich auch dem undissociirten Theil eine besondere physiologische Wirkung zukommen.

Aus der Unschädlichkeit einer dissociirenden Verbindung ergiebt sich zugleich die Unschädlichkeit der Ionen. Nach den Erfahrungen mit den Chloriden, Sulfaten, Nitraten etc. von Kalium, Natrium, Calcium sind sowohl diese Kationen (Metallionen), als auch diese Anionen (Säureionen) nicht oder doch nur in einem äusserst geringen Grade giftig (vgl. II, p. 336). Folglich wird z. B. die Giftigkeit des Cyankaliums durch das Anion Cyan, die Giftigkeit der Chloride, Sulfate, Nitrate von Quecksilber, Kupfer u. s. w. durch das Kation des Salzes bestimmt. Denn thatsächlich sind diese Metallsalze in grosser Verdünnung gänzlich oder doch sehr weitgehend dissociirt.

---

1) Selbstverständlich können durch das Zusammengreifen besondere physiologische Effecte erzielt werden. Vgl. z. B. Bd. II, p. 77.

2) Siehe z. B. Ostwald, Wissenschaftl. Grundlagen der analytischen Chemie 1897, p. 44.

Nach diesen Grundzügen sind auch die freien Säuren und Basen zu beurtheilen, in welchen der Wasserstoff in der Säure die Rolle des Metalls (Kations), die Hydroxylgruppe in dem Alkali die Rolle des Säurerestes (Anions) spielt (vgl. z. B. Ostwald, l. c. p. 52). Da wir nun nach dem Verhalten der vorhin genannten Neutralsalze der Alkalien und alkalischen Erden die bezüglichen Anionen und Kationen als ungiftig anzusprechen haben, so muss die schädliche Wirkung dieser freien Säuren auf dem Kation Wasserstoff, die schädliche Wirkung der Alkalien auf dem Anion Hydroxyl beruhen.

Gerade bei den Säuren mit einem an sich unschädlichen Anion tritt der Zusammenhang zwischen Dissociation und schädlicher Wirkung besonders deutlich hervor. Denn nach den Studien verschiedener Forscher (vgl. die Citate II, p. 339) liefert die Anordnung der Säuren nach Giftwirkung und Dissociationsgrad ungefähr dieselbe Reihenfolge. Der Salzsäure, Salpetersäure, Schwefelsäure, die in einer verdünnten Lösung vollständig dissociiren, kommt also eine sehr hohe, der wenig dissociirenden Essigsäure und Propionsäure eine viel geringere Giftwirkung zu, die, wie die Dissociation, annähernd mit der relativen Stärke (Avidität) der Säuren zusammenfällt. Die hohe Giftigkeit des Anions Cyan bedingt aber z. B., dass die Cyanwasserstoffsäure viel giftiger ist, als sie es vermöge ihres schwachen Säurecharacters (vermöge des Metallions H) sein würde.

Analoge Beziehungen zwischen Dissociation und Giftigkeit finden sich auch bei den Alkalien, von denen KOH und NaOH in starker Verdünnung weitgehend dissociiren. Während nach Clark (l. c. p. 400) das Hydroxylion für Schimmelpilze giftiger ist, als das Wasserstoffion, wurde umgekehrt für dieses eine grössere Giftigkeit von Krönig und Paul (l. c. p. 71) für Bacterien, sowie von Kahlenberg und True (l. c. p. 95) für Phanerogamen gefunden. Es muss dahin gestellt bleiben, ob diese verschiedenen Resultate wirklich specifische physiologische Differenzen anzeigen oder vielleicht darauf beruhen, dass die sehr verdünnten Lösungen der Alkalien in den physiologischen Versuchen leicht in Carbonate verwandelt werden. Aus den vergleichenden Studien geht aber hervor, dass z. B. die Hg-, Ag-, Cy-Ionen weit giftiger sind, als die H- und HO-Ionen. (Siehe z. B. die tabellarische Zusammenstellung bei Clark, l. c. p. 396. Kahlenberg und True, Zeitschr. f. physikal. Chem. 1897, Bd. 22, p. 474.)

Nachdem E. Wüthrich[1]) die Wirkung äquivalenter Mengen verglichen hatte, wurde fernerhin von verschiedenen Forschern[2]) mit äquimolecularen Lösungen gearbeitet. Durch 1 : 16 oder $^1/_{16}$ soll also gesagt sein, dass sich in 16 Liter der Lösung 1 Moleculargewicht (Mol.) der Substanz befindet. Eine solche Lösung würde z. B. von $HgCl_2$ (Moleculargewicht = 271) 271 gr enthalten, also einer $\frac{271 \cdot 100}{16000}$ = 1,69 proc. Sublimatlösung entsprechen. Erst bei Verwendung

1) E. Wüthrich, Zeitschr. f. Pflanzenkrankheit. 1892, Bd. 2, p. 16.

2) L. Kahlenberg u. R. H. True, Botan. Gazett. 1896, Bd. 22, p. 81 u. Zeitschr. f. physikal. Chemie 1897, Bd. 22, p. 474; T. D. Heald, ebenda 1896, Bd. 22, p. 125; B. Krönig u. Th. Paul, Zeitschr. f. Hygiene und Infectionskrankh. 1897, Bd. 25, p. 1; R. H. True u. C. G. Hunkel, Botan. Centralbl. 1898, Bd. 76, p. 289; F. L. Stevens, Botan. Gazett. 1898, Bd. 26, p. 377; J. F. Clark, ebenda 1899, Bd. 28, p. 289 u. s. w.

molecularer Lösungen tritt z. B. für ein Metall der Einfluss der Verbindungsform und ebenso der Einfluss der Dissociation hervor, der in den citirten Arbeiten speciell studirt wurde.

Dass diese Studien über die Bedeutung der Dissociation zwar im allgemeinen das mitgetheilte Resultat, im einzelnen aber gewisse Differenzen ergaben, ist aus verschiedenen Gründen verständlich. Ich will nur an die specifisch verschiedenen Eigenschaften der differenten Organismen und daran erinnern, dass es nicht einerlei ist, ob als Maassstab des physiologischen Effectes, wie von Krönig und Paul, der tödtliche Einfluss bei kürzerer Einwirkung oder, wie bei den anderen citirten Forschern, die Entwickelungshemmung benutzt wird. Denn in letzterem Falle, also bei der Bestimmung von Maximum und Minimum in Bezug auf das Wachsen, fallen z. B. die Schnelligkeit des Eindringens, sowie die Grösse der Dissociation in einem geringeren Grade in das Gewicht, da sich im Laufe der Zeit doch der Gleichgewichtszustand (II, p. 348) herstellt. In diesem kann aber von einem minimal dissociirenden Stoff eine grosse Menge selbst dann in der Zelle angehäuft sein, wenn nur die Ionen (oder ein Ion) diosmiren (I, p. 88), falls nämlich das Ion in der Zelle fest gebunden wird und demgemäss Aufnahme und Dissociation continuirlich fortschreiten (I, § 22). Unter Umständen ist aber schon die Aufnahmeschnelligkeit von wesentlicher Bedeutung, und da jene in den genannten Studien nicht controlirt wurde, so ist es möglich, dass in manchen Fällen die Verminderung der Giftwirkung durch die Verlangsamung der Aufnahme verursacht wurde. Vielleicht tritt bei Säuren und Alkalien die Beziehung zwischen Dissociation und Giftwirkung auch desshalb am besten hervor, weil diese Körper nachweislich leicht in den Protoplasten eindringen.

Mag nun die Aufnahmeschnelligkeit eine Rolle spielen oder nicht, so ist doch der Dissociationsgrad dafür entscheidend, dass nach Kahlenberg und True (vgl. Zeitschr. für physikal. Chem. 1897, Bd. 22, p. 475) das dissociirende Eisenchlorid bei 1 : 22400 ebenso stark giftig wirkt, wie das colloidale Eisen bei 1 : 1174, dass ferner Kupfersulfat nach der Versetzung mit Rohrzucker und Kalilauge erst bei 1 : 400 dieselbe Giftwirkung ausübt, wie ohne diesen Zusatz bei 1 : 51200. Ferner bewirkt nach Kahlenberg und True $AgNO_3$ bei $\frac{1}{204800}$ Mol. im Liter dieselbe Entwickelungshemmung, wie $AgNO_3 + 3\,KCN$ bei $\frac{1}{25600}$ Mol. im Liter. In diesem Falle wird also durch die Bildung des wenig dissociirenden Anion $AgCy_2$ die Giftwirkung herabgesetzt, obgleich Cyankalium hinzugefügt wurde, das ein starkes, aber doch nicht ein so starkes Gift ist wie Silbernitrat. Dagegen muss es auf einer Beschleunigung der Aufnahmeschnelligkeit oder auf irgend einer anderen Beeinflussung des Organismus beruhen, dass durch einen mässigen Zusatz von Alkohol die Giftwirkung von Quecksilberchlorid und von Silbernitrat (nicht von Phenol) verstärkt wird (Krönig und Paul, l. c. p. 91). Andererseits wird durch sehr starken Alkohol aus den schon früher besprochenen Gründen die Giftwirkung fast ganz aufgehoben (II, p. 324).

Aus allen diesen Erfahrungen geht zugleich hervor, dass die Desinfectionskraft eines Körpers von verschiedenen Umständen abhängt und z. B. nicht schlechthin durch die Metallmenge bemessen wird[1]). Denn auch dann, wenn keine Ausfällung eintritt, kann die Giftwirkung durch die übrigen Stoffe, z. B. durch Verminderung der Dissociation oder durch die Bildung von complexen Ionen u. s. w., wesentlich modificirt werden.

---

1) Wie das vielfach angenommen wurde. Vgl. Flügge, Mikroorganismen III. Aufl., 1896, Bd. I, p. 453.

Toxische Eigenschaften besitzen aber bekanntlich nicht nur die Electrolyte, bei denen, wie schon (II, p. 350) betont wurde, die Giftigkeit durch die Dissociationszerspaltung ebensogut verändert wird, wie bei der Zerspaltung eines Nichtelectrolyten. Auch bei den Electrolyten ist die Qualität des in der Lösung Bestehenden entscheidend, und demgemäss kommt z. B. dem complexen Ion Ferrocyan ein anderer Grad von toxischer Wirkung zu, als dem darin enthaltenen Eisen. Da nun der Regel nach die complexen Ionen der Metalle minder toxisch zu sein scheinen, als die einfachen Ionen, so wird die Giftigkeit der Metallsalze durch die Dissociation gesteigert. Damit ist nicht ausgeschlossen, dass bei irgend einem Electrolyten das Gegentheil zutrifft, sowie ja auch durch die Zerspaltung eines Nichtelectrolyten in manchen Fällen wirksamere, in anderen Fällen minder wirksame Producte entstehen. Es ist ferner klar, dass eine an sich ungiftige Verbindung eines toxischen Metalls auch dann giftig wirken muss, wenn von ihr zwar nicht bei der Auflösung in Wasser, aber bei der Wechselwirkung mit dem Protoplasten die giftigen Metallionen abgespalten werden.

Kapitel XI.

Allgemeines über Bewegungen.

§ 76. Ausblick auf die verschiedenartigen Bewegungen.

Bewegungsthätigkeit geht keiner Pflanze ab. Denn auch bei den festgewurzelten Pflanzen rücken die wachsenden Theile im Raume fort, und es ist bekannt, dass die Zuwachsbewegung bis an das Lebensende anzuhalten pflegt (II, p. 5), und dass z. B. die Ausläufer und Rhizome durch ihre Wachsthumsthätigkeit auf eine ansehnliche Entfernung wandern. Die Spitze des wachsenden Organes schreitet aber im allgemeinen nicht geradlinig fort, sondern beschreibt eine verwickelte Raumcurve (II, p. 20). In vielen Fällen wird sogar durch innere oder äussere Ursachen in den antagonistischen Flanken eine derartige Vertheilung der Zuwachsbewegung veranlasst, dass eine weitgehende Einkrümmung eintritt, oder dass pendelartige Schwingungen oder kreisende (circumnutirende) Bewegungen oder Torsionen ausgeführt werden. Die Wachsthumsbewegungen (Nutationsbewegungen)[1]) hören natürlich mit dem Wachsthum auf,

1) Diese von Duhamel (Naturg. d. Bäume 1765, Bd. 2, p. 116) und de Candolle (Pflanzenphysiol. 1835, Bd. 2, p. 606) angewandte Bezeichnung ist weiterhin auf die durch Wachsthum vermittelten Bewegungen eingeschränkt (Sachs, Lehrbuch 1873, III. Aufl., p. 757), übrigens von de Candolle, Sachs u. A. für autonome und aitionome Bewegungen verwandt. Indem ich diesem Sprachgebrauch folge, halte ich mich nicht an Frank (Beiträge zur Pflanzenphysiol. 1868, p. 51), der unter Nutation nur Receptionsbewegungen versteht und mit Inclination die autonomen Bewegungen bezeichnet.

mit dem indess nicht in allen Fällen die active äussere Bewegungsthätigkeit erlischt. Denn in gewissen Fällen, so in den Blattgelenken vieler Leguminosen und verschiedener anderer Pflanzen, sind Organe ausgebildet, die durch elastische Verlängerung und Verkürzung zu ausgezeichneten Bewegungen (Variationsbewegungen)[1]) befähigt sind. Die Erfahrung aber, dass in den biegsamen Sprossen u. s. w. nach dem Erlöschen des Wachsthums keine Bewegungen ausgeführt werden, lehrt nur, dass in diesen Theilen active Bewegungen durch die Thätigkeit der Pflanze nicht oder doch nur mit einer Energie angestrebt werden, die einen merklichen Effect nicht zu erzielen vermag. Wird aber, wie z. B. durch die geotropische Reizung in den Knoten der Gramineen, die Wachsthumsthätigkeit von neuem erweckt, dann tritt uns in den Krümmungen u. s. w. wiederum der Erfolg einer Nutationsbewegung entgegen.

In den äusserlich starren, ausgewachsenen, aber lebensthätigen Pflanzentheilen fehlt indess nie die innere Bewegungsthätigkeit. Denn eine solche ist in jeder Zelle mit dem Stoffwechsel und Stoffaustausch unlösbar verknüpft, und zudem sind in dem Protoplasten immer gewisse und zum Theil sehr ansehnliche Formänderungen und Massenbewegungen im Gange (II, Kap. XIV). Sind aber dem Protoplasten durch die selbstgebaute, starre Zellwand keine Schranken gezogen, so ist auch eine amöboide Formänderung und Ortsbewegung möglich, wie sie in ausgezeichneter Weise bei den Myxomyceten gefunden wird. Ausserdem wird bei den Schwärmzellen, die sich im Wasser herumtummeln, durch die Ausbildung von Cilien, also von besonderen Bewegungsorganen, die active locomotorische Bewegungsthätigkeit ermöglicht. Durch diese wird, wie heute nicht mehr besonders betont zu werden braucht, kein principieller Unterschied zwischen den Thieren und zwischen den Pflanzen markirt[2]), die allerdings in der Mehrzahl, in Anpassung an ihre Aufgaben und Lebensweise, zur Befestigung in einem Substrate bestimmt sind. Ohne ein solches Eindringen in den Boden wäre die normale Ernährung der Landpflanzen unmöglich. Auch würde ein hochaufgeschossener Baum nicht als frei herumwanderndes Lebewesen existiren können. Im Pflanzenreich ist übrigens nur bei kleinen Organismen (bezw. bei gewissen Entwickelungsstadien) die active Locomotion ausgebildet, die bei vielen Algen und bei anderen Wasserpflanzen dem vegetativen Körper abgeht.

Da die formale Gestaltung einer Reaction stets von den Bewegungsfähigkeiten abhängt, so wird z. B. durch eine einseitige Beleuchtung (oder durch einen anderen tropistischen Reiz) ein freibeweglicher Organismus veranlasst nach dem Lichte, also nach einem bestimmten Ziele, zu wandern, während sich die festgewurzelte Pflanze nur durch ihre Wachsthums- und Krümmungsthätigkeit, also im allgemeinen in begrenzterem Maasse der Reizquelle zu nähern vermag. Trotz dieser Verschiedenheit in der Ausführung der Action kann in beiden Fällen die Perception, überhaupt der eigentliche Reizprocess, ebensogut identisch sein, wie bei zwei Menschen, die in gleicher Weise den Lichtreiz empfinden, von denen aber nur der eine in der Lage ist seine Bewegungsfähigkeit zu benutzen, um nach der Lichtquelle zu wandern, während der

1) Pfeffer, Period. Bewegung. d. Blattorgane 1875, p. 2.
2) In Bezug auf den Stoffwechsel vgl. I, p. 275.

andere Mensch, dessen Beine gelähmt sind, oder der an die Scholle gewaltsam gefesselt ist, sich nur soweit der Lichtquelle zu nähern vermag, als es durch die Beugung des Körpers möglich ist.

Bei der Beurtheilung eines Reizprocesses müssen desshalb in gleicher Weise die Organismen berücksichtigt werden, die auf die Reizung mit einer Locomotion oder mit einer Krümmungsbewegung antworten. Wenn in uns die Reactionsform der freibeweglichen Pflanzen im höheren Grade den Eindruck eines zielbewussten Handelns macht, so ist das durch die formale Aehnlichkeit mit den animalischen Bewegungsreactionen bedingt. Denn factisch ist in den festgewurzelten Pflanzen die Reizbefähigung und Reizbarkeit in gleichem Maasse ausgebildet, wie bei den freibeweglichen Pflanzen. Letztere gewähren allerdings für Studien den Vortheil, dass sie im allgemeinen schneller reagiren, als es insbesondere bei denjenigen Pflanzen möglich ist, bei denen die Reaction durch eine entsprechende Lenkung und Modification der Wachsthumsthätigkeit ausgeführt wird. Da zu dieser Kategorie die Mehrzahl der Pflanzen gehört, da ferner die Krümmungsbewegungen zumeist mit Hilfe der bis dahin behandelten Wachsthumsthätigkeit erzielt werden, so sollen in folgendem zunächst die Bewegungsvorgänge der nicht freibeweglichen Pflanzen behandelt werden. Das schliesst nicht aus, dass bei allgemeinen Fragen auch die später (II, Kap. XIV) zu besprechenden locomotorischen Pflanzen berücksichtigt werden.

Die nicht unmittelbar in die Augen springende Wachsthums- und Bewegungsthätigkeit der grösseren Pflanzen hat es veranlasst, dass die Pflanzen im allgemeinen als starre und unempfindliche Wesen betrachtet werden. In diesem Glauben sind und werden die schnellen Reizbewegungen der Mimosa pudica als etwas der Pflanzenwelt fremdes angestaunt. Somit würde sich auch eine ganz andere Vorstellung über das Bewegungs- und Empfindungsvermögen der Pflanzenwelt ausgebildet haben, wenn die Mehrzahl der Pflanzen bei einer Berührung wie die Mimosa pudica zusammenzuckte, oder wie die Seitenblättchen von Hedysarum gyrans (II, § 79) sichtbare autonome Bewegungen ausführte[1]. In gleichem Sinne würde es schon wirken, wenn es dem Menschen von Jugend auf vergönnt wäre, wenigstens zeitweise die Natur bei 100000facher Vergrösserung zu betrachten oder die in Wochen oder Monaten vollbrachte Thätigkeit der Pflanze auf den Zeitraum einer Minute zusammengedrängt zu sehen, wie es auf kinematographischem Wege durch schnell aufeinanderfolgendes Vorführen der Photographien möglich ist, die in gewissen Intervallen aufgenommen wurden[2].

Die verschiedenen Zielen und Zwecken dienenden Bewegungen hat man, wie andere physiologische Vorgänge, sowohl in Bezug auf die veranlassenden Ursachen und die mechanische Vermittlung und Ausführung, als auch in Bezug auf die Bedeutung für den Organismus zu betrachten. Da aber der Aufgabe dieses Buches entsprechend die ökologische Behandlung nicht in den Vordergrund treten kann (I, p. 8), so werden in Folgendem als hauptsächliches Eintheilungsprincip die veranlassenden Ursachen in analoger Weise benutzt

---

1) Pfeffer, Die Reizbarkeit d. Pflanzen 1893, p. 9 (Sep. a. Verhdlg. d. Gesellsch. deutscher Naturforscher u. Aerzte 1893).

2) Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 738.

werden, wie bei der Betrachtung der bereits besprochenen Wachsthumsvorgänge (II, § 21). Diese Eintheilung eignet sich wohl auch am besten, um, wenigstens für unsere Zwecke, eine Uebersicht der derzeitigen Kenntnisse über die verschiedenen Bewegungsvorgänge zu geben. Jedenfalls wird aber durch eine jede Reizung eine specifische Sensibilität gekennzeichnet, die naturgemäss auch bei Gleichheit der Vorgänge bei der Reizperception, je nach den übrigen Eigenschaften des Organismus, in formaler und energetischer Hinsicht verschiedenartig ausfallen und vermittelt sein kann.

Nach diesem schon früher (II, § 21) zu Grunde gelegten Princip unterscheiden wir also, je nachdem der veranlassende Anstoss von inneren oder äusseren Ursachen (Factoren) ausgeht, einerseits autonome, autogene oder spontane, und andererseits aitiogene, inducirte, paratonische oder provocirte Reizungen, bezw. Bewegungen [1]). Die aitiogenen Bewegungsreactionen werden auch Receptions- oder Reactionsbewegungen genannt [2]).

Ferner fassen wir die durch einen diffusen (homogenen) Reiz veranlassten Reactionen als Krümmungsbewegungen (aitionastische Bewegungen, II, Kap. XII), die durch einen einseitigen (tropistischen) Reiz veranlassten Reactionen als Richtungs-, Orientirungs- oder tropistische Bewegungen (II, Kap. XIII) zusammen. Letztere, zu denen Geotropismus, Heliotropismus und die übrigen tropistischen Bewegungen gehören, beruhen auf einer Unterschiedsempfindung und haben das gemeinsam, dass das reagirende Organ eine bestimmte Orientirung gegenüber der Angriffsrichtung des Reizes annimmt [3]). In dieser Weise reagiren sowohl radiäre, wie anisotrope (dorsiventrale) Organe, während durch den diffusen Reiz eine Krümmungsbewegung nur dann veranlasst wird, wenn sich das Organ physiologisch anisotrop (dorsiventral) verhält und wenn dadurch verursacht wird, dass sich die antagonistischen Hälften in einem ungleichen Grade verlängern. Demgemäss finden z. B. die durch Stoss ausgelösten Krümmungsbewegungen von Mimosa pudica (II, § 89) (aber auch die Zuckungsbewegungen der Staubfäden der Cynareen), sowie die thermonastischen, photonastischen u. s. w. Bewegungen in einer bestimmten Ebene statt, die durch den Bau (die Organisation) des Objects vorgeschrieben ist. An früherer Stelle (II, p. 83) ist auch bereits gesagt, dass wir die durch einen diffusen Reiz ausgelösten Krümmungen Nastien (im näheren Photonastie, Aitionastie, Autonastie etc.) nennen und durch Epinastie (Dorsinastie), Hyponastie (Gastronastie), Paranastie die Flanke kennzeichnen, deren Verlängerung relativ gefördert wird.

Mit diesen Unterscheidungen sollen indess wiederum nur Typen [4]) aufgestellt sein, die schon desshalb durch Bindeglieder verknüpft sind, weil zuweilen

---

1) Ein ähnliches Eintheilungsprincip findet sich bei A. P. de Candolle, Pflanzenphysiol. übers. von Röper 1833, Bd. 2, p. 552; Dutrochet, Mémoir. d. végétaux et d'animaux Brüssel 1837, p. 225. — Es ist natürlich keine physiologische Einsicht gewonnen, wenn A. Hansgirg (Physiolog. Unters. 1893, p. 9, 66) je nach den Organen und den Zwecken der Bewegungen eine Reihe von Namen schafft, wie gamotropische, carpotropische Bewegungen u. s. w.

2) Pfeffer, Period. Bewegungen d. Blattorgane 1875, p. 2.

3) Es steht natürlich nichts im Wege, mit Oltmanns (Flora 1892, p. 206) die Fähigkeit der Pflanze, Lichtunterschiede als Reiz zu empfinden, ohne Rücksichtnahme auf die Form der ausgelösten Reaction, als »Photometrie« zu bezeichnen.

4) Ueber das besondere Wesen der Phobotaxis vgl. II, § 142.

die beiden Processe zusammengreifen, und weil man unter Umständen denselben Vorgang, je nach der Anschauungsweise, als eine nastische oder als eine tropistische Reaction ansprechen kann. So kann z. B. eine Krümmungsbewegung, die man nach unserer Definition als eine Nastie bezeichnen muss, im Näheren auf einer tropistischen Auslösung beruhen, die, trotz der diffusen Aussenbedingungen, z. B. dadurch zu Stande kommt, dass durch die structurellen Eigenschaften im Inneren des Organes die Bedingungen für eine einseitige (tropistische) Reizwirkung geschaffen werden. Das würde unter anderen der Fall sein, wenn in Folge der einseitigen Ausbildung eines Farbstoffs oder einer undurchsichtigeren Cuticula (also analog wie nach dem Ueberstreichen einer Flanke mit Tusche) von einer Seite mehr Licht eindringt (II, § 109). Ebenso ist es denkbar, dass durch die locale Herabsetzung der Permeabilität der Cuticula eine relativ stärkere Transpirationsthätigkeit einer Flanke und hierdurch eine hydrotropische Auslösung veranlasst wird (II, § 116). Auch würde unter andern in einer allseitig empfindlichen Ranke durch eine homogene Contactwirkung eine Krümmungsbewegung ausgelöst werden, wenn durch eine einseitige Schutzschicht dafür gesorgt wäre, dass der Contact an der einen Flanke eine geringere Reizwirkung hervorriefe.

Ausserdem kann man die autogenen Krümmungsbewegungen mit Rücksicht darauf, dass sie sich bei homogenen (und constanten) Aussenbedingungen abspielen, als Autonastieen, mit Rücksicht darauf aber, dass die einmalige oder periodische Krümmungsthätigkeit durch interne, anomogene Reize und Veränderungen veranlasst wird, als Autotropismen ansehen[1]). In unzweifelhafter Weise ist aber eine tropistische Reizung im Spiele, wenn z. B. eine autonome Bewegung durch den autogenen Wechsel der geotropischen Stimmung erzielt wird (II, § 80). Wenn ferner durch eine einseitige Beleuchtung eine labile Dorsiventralität (II, p. 167) inducirt wird, und damit die Bedingungen für eine photonastische Reaction geschaffen werden, liegt eine Combination vor, die sich unter Umständen nicht leicht in die maassgebenden Factoren zergliedern lässt (II, § 109). Zudem würde man schliesslich eine geotropische, phototropische etc. Krümmung als den Ausdruck und die Folge einer epinastischen oder hyponastischen Eigenschaft ansehen können, die durch die einseitige Angriffsweise der Schwerkraft, des Lichts u. s. w. (labil) inducirt wird.

Aus Zweckmässigkeitsgründen werden wir uns in den folgenden Betrachtungen, die sich übrigens nur auf eine Anzahl auffälliger oder ökologisch bedeutungsvoller Bewegungen erstrecken können, nicht ängstlich an die aufgestellte Schablone halten. So werden z. B. die tropistischen Reizbewegungen der Ranken im Vereine mit den anderweitigen Klettereinrichtungen in dem Kapitel XII (Krümmungsbewegungen) behandelt, während verschiedene nastische Reactionen erst in Verbindung mit den tropistischen Orientirungsbewegungen (Kap. XIII) besprochen werden. Endlich enthält § 106 (Oeffnungs- und Schleuderbewegungen) einen kurzen Ausblick auf Vorgänge, die zwar ökologisch bedeutungsvoll, aber zumeist von anderer Natur sind, als die typischen Krümmungsbewegungen, und zum Theil keine vitalen Operationen vorstellen.

---

[1]) Ueber Autotropismus etc. vgl. II, § 107, 119.

§ 77. Die Bewegungsursachen.

Bei allen diesen Bewegungen handelt es sich um Reizreactionen, die entweder durch einen äusseren oder durch einen inneren Anstoss veranlasst und dirigirt werden. Demgemäss sind bei der causalen Beurtheilung dieser Vorgänge die allgemeinen Erörterungen über Reizvorgänge (I, § 3) zu Grunde zu legen, bei denen ohnehin vielfach an auffälligen Bewegungsvorgängen exemplificirt wurde. Immerhin dürfte es geboten sein, im Anschluss an I, § 3 und in Anpassung an die zu besprechenden Bewegungsvorgänge einige allgemeine Betrachtungen vorauszuschicken, die freilich nichts enthalten können, was nicht bereits im Prinzip in I, § 3 angedeutet ist, oder sich aus dem dort Gesagten ableiten lässt.

Von der Reizbarkeit erhalten wir immer nur Kenntniss durch eine wahrnehmbare Reaction, in unserem Falle also durch eine Bewegungsreaction, durch die aber zugleich die Sensibilität (Perception) erwiesen ist, ebenso wie die Realisirung der Reactionskette, durch welche Perception und Action verknüpft sind. Somit tritt die Bewegungsreaction nicht ein, wenn auch nur ein Glied der sensorischen, ductorischen oder motorischen Vorgänge ausgeschaltet wird oder den Dienst versagt. In der That lässt sich bei den Pflanzen, bei welchen die sensorischen und motorischen Theile (Organe) räumlich getrennt sind, ebensogut wie bei einem höheren Thiere zeigen, dass keine Reizreaction erfolgt, wenn nur das percipirende Organ zerstört ist, oder wenn allein die den Reiz transmittirende Bahn unterbrochen ist. (Ueber Reizleitung vgl. II, § 53, 95.)

Bei der besten Auslösung der sensorischen und ductorischen Processe bleibt wiederum, im Thiere wie in der Pflanze, eine Bewegungsreaction aus, wenn die Bewegungsmittel lahmgelegt sind, die Bewegungsfähigkeit also aufgehoben ist. Somit können in den ausgewachsenen Pflanzentheilen keine Reizbewegungen zu Stande kommen, die, wie in sehr vielen Fällen, die schon bestehende Wachsthumsthätigkeit zur Voraussetzung haben, also z. B. auf einer Verlangsamung, bezw. Beschleunigung des Wachsthums in den antagonistischen Flanken beruhen. Wenn also die ausgewachsene Pflanze nicht mehr reactionsfähig erscheint, so folgt daraus nicht, dass sie die Sensibilität verlor. Vielmehr ist nicht daran zu zweifeln, dass in vielen Fällen durch den Reiz die sensorischen und ductorischen Processe in gleicher Weise wie zuvor ausgelöst werden. Für ein solches Fortbestehen dieser Sensibilität spricht u. a. die Thatsache, dass die Reactionsthätigkeit (die Schnelligkeit und Ausgiebigkeit der Reaction) mit dem Erlahmen der Wachsthumsthätigkeit nachlässt, im allgemeinen aber erst mit dem Wachsen aufhört, und wiederum bemerklich wird, wenn es gelingt die Wachsthumsthätigkeit von neuem zu erwecken.

In den ausgewachsenen Organen werden naturgemäss Bewegungsreactionen nur soweit merklich, als es die Eigenschaften der Wandungen, der Aufbau der Organe u. s. w. zulassen (II, § 16, 17). Demgemäss wird eine Turgorsenkung, die in dem Staubfaden von Centaurea oder in dem Blattgelenk von Mimosa eine ansehnliche Verkürzung bezw. Krümmung bewirkt (II, § 91), in dem Faden einer Spirogyra oder in dem Zweige einer Holzpflanze keine auffällige Dimensionsänderung oder Krümmung veranlassen. Denn derartige Erfolge bleiben sogar

aus, wenn der Turgor gänzlich oder bei einem verholzten Zweige einseitig aufgehoben wird. In solchen Organen wird uns also nicht durch einen Bewegungsvorgang angezeigt, wenn sich im Innern Reizvorgänge abspielen, die in dehnbaren Geweben u. s. w. eine auffällige Verkürzung oder Krümmung erzielen würden.

Die causale Forschung muss naturgemäss dahin streben, die sensorischen, ductorischen und motorischen Functionen thunlichst zu präcisiren und im näheren in die maassgebenden Factoren zu zergliedern. Freilich ist zur Zeit nur eine gewisse Einsicht in einige motorische Processe gewonnen. Denn mit der besten Ermittlung der Reiz- und Reactionsbedingungen, sowie der Lage, der Gestalt, des anatomischen Baues etc. des percipirenden Organes und der Leitbahnen, sind noch nicht die Processe aufgehellt, die den sensorischen und ductorischen Vorgängen zu Grunde liegen[1]. Da sich zudem die sensorischen und ductorischen Processe nicht, oder doch nicht bestimmt, auseinanderhalten lassen, wenn sie, wie in den meisten Fällen, räumlich zusammenfallen, so sollen in Folgendem zunächst als sensorischer Vorgang der primäre Reizvorgang (primäre Impression, Perception des Reizes), sowie die Gesammtheit der sich anschliessenden Processe zusammengefasst werden, durch welche endlich die Auslösung der mechanischen Action (der motorischen Vorgänge) verursacht wird[2].

Jedenfalls ist z. B. die Perception des tropistischen Reizes die Ursache, dass die Schwärmzelle mit Hilfe ihrer Bewegungsthätigkeit nach dem Lichte hinsteuert oder das zu intensive Licht flieht. Auch ist es einleuchtend, dass der Uebergang der positiven in die negative heliotropische Krümmung allein in den sensorischen Processen begründet sein muss, wenn das schwächere bezw. das intensivere Licht nur die sensible Spitze, aber nicht den motorischen

---

1) Bezüglich der ductorischen Vorgänge siehe II, § 53, 120.

2) Versteht man unter »Perception« nur die ersten physiologischen Wechselwirkungen, mit welchen der Reizprocess in dem lebendigen Organe, also in dem Protoplasten, anhebt, so wird man doch keinen Anstand nehmen, diesen Ausdruck zur Kennzeichnung des ganzen sensorischen Processes insbesondere da anzuwenden, wo dieser sich zur Zeit nicht in die einzelnen Factoren und Abschnitte zergliedern lässt. Zu diesen Factoren können aber auch vorbereitende Vorgänge gehören, durch welche der Beginn des physiologischen Reizprocesses vermittelt oder ermöglicht wird. Das ist z. B. der Fall, wenn durch Anschneiden des Stengels von Mimosa eine mechanische Wasserbewegung veranlasst wird, die eine physiologische Auslösung in den Blattgelenken (II, § 95) hervorruft, oder wenn etwa die mechanische Senkung der specifisch schwereren Körper die Ursache der geotropischen Reizung wird (II, § 127), oder falls durch Licht oder durch einen hinzutretenden Stoff im Zellsaft (oder auch im Plasma) eine chemische Umsetzung bewirkt wird, die durch die producirten Stoffe zur Auslösung des Reizes führt etc. In diesen vorbereitenden Vorgängen handelt es sich, ebenso wie bei den ductorischen Processen, um verschiedenartige Processe und Combinationen, die von Fall zu Fall aufzuhellen sind. Wie man aber summarisch von ductorischen Processen oder von der Reizkette spricht, so kann man auch generell von vorbereitenden Processen oder von indirecter Reizung reden. Denn bei dem heutigen Stand unserer Kenntnisse ist eine weitere Einführung von Kunstausdrücken nicht geboten. Uebrigens ist einleuchtend, dass auch in den ductorischen Vorgängen als Verbindungsglieder rein chemische oder physikalische Processe im Protoplasma oder auch ausserhalb des Protoplasmas eine Rolle spielen können (vgl. z. B. II, § 53). — Nomenclaturvorschläge z. B. bei F. Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 214, 302; Centralbl. für Physiol. 1900, Bd. 13, p. 209. Weitere Literatur ist an diesen Stellen citirt.

Basaltheil des Blattes am Keimling von Avena u. s. w. (II, § 120) trifft. Wirkt aber das Licht oder ein anderes Agens auf die bewegungsthätige Zone, so ist es auch möglich, dass eine Veränderung der Reaction durch eine Verschiebung in den motorischen Vorgängen bezw. in den zu Grunde liegenden Factoren verursacht wird. Da auch die sensorischen Vorgänge aus zahlreichen Einzelprocessen bestehen oder doch bestehen können, so kann eine Modification der sensorischen Processe, und damit der ausgelösten Action, auf verschiedene Weise bewirkt werden. Denn der Modification der Endreaction lässt sich selbst dann, wenn die motorischen Vorgänge unverändert bleiben, nicht ansehen, ob etwa die Stimmung (Constellation) im Protoplasten durch einen autogenen oder aitiogenen Einfluss derart verändert wurde, dass schon der primäre Act der Perception oder dass ein oder einige Glieder in der Reizkette anders ausfallen.

Aus dem Wesen der Reizreaction und dem Gesagten folgt ohne weiteres, dass eine Identität der sensorischen und motorischen Processe vorliegen kann, aber nicht vorliegen muss, wenn bei zwei verschiedenen Organismen durch denselben Reizanstoss eine formal ähnliche Reizreaction hervorgerufen wird. Allerdings vermögen wir auf Grund unserer Kenntnisse nicht zu sagen, ob bei verschiedenen Pflanzen z. B. bei den heliotropischen (oder bei anderen tropistischen) Bewegungen die sensorischen Processe übereinstimmen oder Verschiedenheiten bieten. (Ueber die Reizleitung vgl. II, § 53.) Auf eine Differenz kann z. B. nicht aus der Gestaltung der Reaction geschlossen werden, die naturgemäss, wie schon hervorgehoben wurde, bei den locomotorischen Organismen anders ausfällt, als bei den festgewurzelten Pflanzen, bei denen die Krümmung wiederum durch Wachsthum oder durch Variation vollbracht wird. Uebrigens muss weder die Variations- noch die Wachsthumskrümmung (vgl. II, Kap. II und § 78) in allen Fällen in genau derselben Weise ausgeführt werden.

Zu dem Charakter der Reizvorgänge gehört ferner, dass durch denselben Reiz, je nach den Eigenschaften des Organismus, verschiedenartige Processe ausgelöst werden, dass aber auch durch verschiedenartige Reize (Perceptionen) dieselbe motorische Action veranlasst werden kann. Thatsächlich benutzt die Schwärmzelle, ebenso wie der Mensch, immer dieselben Bewegungsmittel, wenn der Organismus durch irgend einen äusseren Reiz veranlasst wird, sich nach einer bestimmten Richtung zu bewegen. Die festgewurzelte Pflanze aber antwortet auf einen jeden wirksamen tropistischen Reiz mit einer Wachsthumskrümmung, die vermuthlich in vielen Fällen mit denselben Mitteln ausgeführt wird, gleichviel ob eine phototropische, geotropische, chemotropische oder eine andere tropistische Reaction vorliegt.

Da aber die verschiedenen tropistischen (ebenso andere) Fähigkeiten sich nicht gegenseitig bedingen, da also z. B. die phototropische, chemotropische, geotropische und andere Reactionsfähigkeiten in einem Organe ebensogut vereint als getrennt vorkommen, so ist damit angezeigt, dass es specifisch differenter Sensibilitäten bedarf, um einen photischen, einen chemischen oder einen anderen tropistischen Reiz zu percipiren. Es liegen also analoge Verhältnisse vor, wie bei dem Menschen, bei dem die Unterdrückung des Gesichtssinnes keine Alteration des Gehörsinnes zur Folge haben muss und umgekehrt. Dieser Vergleich ist gestattet, wenn wir auch bei der Pflanze im allgemeinen keine distincten und specialisirten Sinnesorgane kennen und nichtanzugeben vermögen, in welcher

Weise es erreicht ist, dass der eine Protoplast dauernd oder zeitweilig mit anderen sensorischen Fähigkeiten ausgestattet ist, als der andere, und dass sich unter Umständen die eine Fähigkeit suspendiren lässt, während die andere fortdauert (vgl. II, § 105, 121, 122)[1]. Uebrigens ist es ebensogut wie für entsprechende Auslösungen in Mechanismen verständlich, dass z. B. bei Mimosa derselbe sensorische Process durch verschiedenartige Anstösse ausgelöst wird (II, § 89).

Die Reizerfolge sind stets von dem jeweiligen Zustand (der jeweiligen Stimmung, dem jeweiligen Tonus)[2] des Organismus (der Organe) abhängig, der mit der Entwickelung und den Aussenbedingungen (der Inanspruchnahme) veränderlich ist. Es wurde dieses bereits I, § 16 betont und zum Theil durch Beispiele erläutert, die den Erfahrungen über Bewegungsvorgänge entnommen sind. Wenn zugleich hervorgehoben wurde, dass bei dem Zusammengreifen von zwei (oder einigen) Reizungen der Erfolg nicht einfach der Summe der Einzelwirkungen entspricht und entsprechen kann, so ist doch an dieser Stelle eine etwas nähere Beleuchtung dieses Problems geboten.

In diesem Falle müssen wir wiederum beachten, dass durch den Reiz nur die sensorischen oder nur die motorischen Fähigkeiten und Functionen oder beide Processe zugleich betroffen und modificirt werden können. Gesetzt die motorischen Fähigkeiten bleiben unverändert, so wird es sich zunächst darum handeln, ob die von den beiden Reizen ausgelösten sensorischen Processe unabhängig von einander verlaufen, ob also gleichzeitig zwei verschiedene Impulse auf den motorischen Apparat ausgeübt werden, oder ob in den sensorischen Vorgängen (in der Perception oder in der Reizkette) eine gegenseitige Beeinflussung und vielleicht ein derartiges Zusammengreifen und Verschmelzen (bezw. eine gegenseitige Compensation etc.) der ausgelösten Processe eintritt, dass auf den motorischen Apparat nur ein einzelner, einheitlicher (resultirender) Impuls ausgeübt wird.

Ob die sensorischen Processe in der einen oder in der andern Weise verliefen, kann man dem Reactionserfolge nicht ansehen. Auch wird eine Bewegungsreaction ebenso unterbleiben, wenn sich zwei entgegengesetzt gerichtete Reizungen schon in den sensorischen Vorgängen aufheben (neutralisiren), oder wenn durch zwei getrennte sensorische Processe zwei motorische Auslösungen

---

1) Ueber specifische Energieen siehe I, p. 14.

2) Als physiologischen Ausdruck für »Stimmung« kann man allgemein »Tonus« anwenden und demgemäss in Bezug auf die Reize (Bedingungen), welche einen bestimmten Stimmungszustand (Reizzustand) herstellen, von tonischen Reizen reden. Vgl. diesen Bd. II, p. 78, sowie J. Massart, Biolog. Centralbl. 1902, Bd. 32, p. 41; H. Miehe, Jahrb. f. wiss. Bot. 1902, Bd. 37, p. 571. — Mit Miehe kann man, je nachdem eine Steigerung, Schwächung oder Umkehrung des Reactionsvorganges bewirkt wird, anatonische, katatonische und metatonische Reize unterscheiden. — Zu den tonischen Reizeffekten gehört also auch Engelmann's »Photokinese«, ein Ausdruck, mit dem dieser Autor kennzeichnen will, dass durch Beleuchtung die Bewegungsthätigkeit eines locomotorischen Organismus erweckt wird (Engelmann, Pflüger's Archiv f. Physiologie 1882, Bd. 30, p. 169). Ueber Chemokinese vgl. Rothert, Flora 1901, p. 374; vgl. auch Nagel, Bot. Zeitung 1901, Ref., p. 298. Von W. E. Garrey (The Effects of Ions upon the aggregation of flagellated Infusoria 1900, p. 291 d. Separatab.) ist »Photokinese« in anderem Sinne, nämlich allgemein zur Bezeichnung der durch den plötzlichen Lichtwechsel veranlassten Veränderungen der Bewegungsthätigkeit benutzt worden.

angestrebt werden, die mit gleicher Energie zwei entgegengesetzt gerichtete Bewegungen in Gang zu setzen suchen. Demgemäss müssen auch in dem zuletzt genannten Falle die zur Krümmung (Bewegung) nothwendigen Thätigkeiten nicht realisirt werden[1]. Tritt aber infolge des Ueberwiegens eines der beiden Reize eine Bewegungsreaction ein, so kann zur Ausführung derselbe Energieaufwand genügen wie dann, wenn die gleiche Krümmung durch einen einzelnen Reiz ausgelöst wird. Ebenso hat der Mensch bei der Fortbewegung auf eine bestimmte Entfernung dieselbe Arbeit zu leisten, gleichviel ob er zu dieser Fortbewegung durch einen einzelnen Reiz oder durch die Resultirende aus einer Summe von Reizen veranlasst wurde.

Wenn wir mit vollem Rechte bei dem Zusammengreifen von Reizen von einer resultirenden Reaction reden, so ist doch wohl zu beachten, dass es sich um ein verwickeltes Resultat, also nicht um die physikalische Resultante aus den Actionen handelt, die durch die betheiligten isolirten Einzelreize hervorgerufen werden. Das ist auch dann der Fall, wenn die Reize gleichsinnig zusammenwirken, also eine gleichgerichtete Bewegung verursachen. Denn selbst bei dem einfachsten Zusammenwirken ist eine glatte Summirung schon desshalb ausgeschlossen, weil die Ausgiebigkeit und Schnelligkeit einer physiologischen Bewegung, in Folge der beschränkten Reactions- und Actionsfähigkeiten des Organismus, nur bis zu einem gewissen Grade steigerbar sind. Desshalb nimmt auch bei Anwendung eines einzelnen Agens die Reaction nicht in demselben Verhältniss zu wie die Intensität des Reizes.

Eine zufriedenstellende causale Aufhellung dieser und der sich anschliessenden Probleme setzt eine bessere Einsicht in die normalen Reizprocesse voraus, als sie uns derzeit zur Verfügung steht. Immerhin lässt sich aus den vorliegenden Erfahrungen ersehen, dass, wie nicht anders zu erwarten, verschiedenartige Modalitäten und Combinationen vorkommen. Auch ist klar, dass eine Umstimmung auf einer Veränderung in dem sensorischen Theile des Reizprocesses beruhen muss, wenn die Gesammtheit der motorischen Befähigungen unverändert bleibt (vgl. II, p. 360). Dass dem so ist, lässt sich freilich selbst dann nicht mit voller Sicherheit behaupten, wenn der umstimmende Reiz nur auf den räumlich getrennten percipirenden Theil des Organes wirkt. Denn dann ist immer noch möglich, dass die ausstrahlenden ductorischen Processe eine Verschiebung in denjenigen Constellationen verursachen, durch welche die Action besorgt und modificirt wird.

Ohne Frage ist aber der reactionelle Stimmungswechsel in sehr vielen Fällen ganz oder der Hauptsache nach durch eine Veränderung in den sensorischen Processen (in den diesen zu Grunde liegenden Constellationen) bedingt. Auf diese Weise dürften z. B. der Regel nach die mannigfachen Modificationen der Reizstimmung zu Stande kommen, die zur Folge haben, dass ein Organ durch einen bestimmten tropistischen Reiz zu einer veränderten Reaction veranlasst wird. Dagegen ist es zum Beispiel nicht ohne weiteres klar, ob bei dem Aetherisiren von Mimosa pudica die Empfindlichkeit gegen Erschütte-

1) Das gilt nicht für alle Fälle. Denn factisch kann die Krümmung etc. auch unterbleiben, obgleich thatsächlich entgegengesetzte Reactionen, also eine Steigerung der Gesammtthätigkeit, ausgelöst wurde.

rung aufgehoben wird, weil die perceptorischen, die ductorischen, die motorischen oder einige dieser Processe sistirt werden.

Ebenso ist es in einem concreten Falle schwer oder gar nicht entscheidbar, ob zwei Reizwirkungen schon im sensorischen Gebiete zu einem einheitlichen Impulse verschmelzen, oder ob sie getrennt verlaufen und demgemäss zwei verschiedene Auslösungen in dem motorischen Gebiete hervorzurufen suchen. Wenn ersteres z. B. häufig bei dem Zusammengreifen von zwei differenten tropistischen Reizen vorkommen dürfte, so scheint eine solche Verschmelzung öfters nicht einzutreten bei dem Zusammengreifen von tropistischen mit photonastischen Stoss- und Contact-Reizungen. Auch dürften neben diesen aitiogenen Reizerfolgen die autogenen Bewegungen real angestrebt werden. Uebrigens ist immer nur eine relative Unabhängigkeit der sensorischen und motorischen Processe möglich, da bei der correlativen Verkettung des Gesammtgetriebes durch die Modification eines Processes auch die übrigen Vorgänge und Bedingungen beeinflusst werden (II, § 45).

Mag nun die Reizung und der Reizprocess in einfacher oder verwickelter Weise zu Stande kommen, jedenfalls tritt eine merkliche Reaction erst ein, wenn der Anstoss eine specifisch verschiedene Intensität, den Schwellenwerth des Reizes, überschreitet. Ebenso ist schon früher (I, p. 12) allgemein hervorgehoben, dass die Reizreaction erst nach einem kürzeren oder längeren Latenzstadium beginnt und dann schneller oder langsamer bis zu einem gewissen Grade fortschreitet. Uebrigens wird die Reactionsbewegung im allgemeinen vom Beginn ab bis zu einem Maximum beschleunigt werden, um dann allmählich nachzulassen und auszuklingen.

Bei den langsameren Bewegungen, wie sie im Pflanzenreich zumeist üblich sind, pflegt die Dauer des Latenzstadiums zwischen einigen Secunden und einigen Stunden zu liegen. Nach der Induction des Reizzustandes schreitet die Reaction, trotz der Aufhebung der Reizwirkung, eine gewisse Zeit und zwar im allgemeinen um so länger fort, je schwieriger und langsamer die Reizreaction hervorgerufen (inducirt) wurde. Die Action wird somit erst nach der Sistirung der Reizwirkung bemerklich, wenn diese rechtzeitig aufgehoben wird. Analoge Beziehungen bestehen übrigens auch bei den schnellen Reizbewegungen der Blätter von Mimosa pudica, der Staubfäden von Centaurea etc., bei welchen der Reactionsverlauf auf sehr kurze Zeit zusammengedrängt ist. Die besagten Verhältnisse treten also bei diesen Pflanzen auffälliger hervor, wenn die Reactionsdauer durch Erniedrigung der Temperatur u. s. w. verlängert wird. Die Empfindlichkeit der Pflanze, sowie die Dauer und die Ausgiebigkeit der Reaction sind überhaupt, wie eine jede Thätigkeit, von den formalen Aussenbedingungen abhängig, lassen sich aber durch die günstigsten Aussenbedingungen natürlich nur bis zu einem gewissen, specifisch verschiedenen Maasse steigern.

Spielt sich eine Reaction schnell ab, so ist auch damit angezeigt, dass alle Phasen des Reizprocesses schnell durchlaufen werden. Ausserdem muss von Fall zu Fall entschieden werden, ob die Verzögerung des Eintritts und des Verlaufs der Reizreaction durch die sensorischen oder motorischen Vorgänge oder durch beide verursacht wird. Offenbar ist es oft durch die Abnahme der motorischen Fähigkeiten bedingt, dass die Nutationskrümmung bei demselben Reizanstoss in den etwas älteren und minder wachsthumsthätigen Partien der Wurzel,

des Stengels u. s. w. später eintritt und nicht so ausgiebig ausfällt, als in den jüngeren Theilen. Ausserdem geht aus den weiterhin mitzutheilenden Erfahrungen über tropistische und andere Reizreactionen hervor, dass vielfach der Reiz nur allmählich percipirt wird, und dass eine gewisse und zum Theil eine erhebliche Zeit verstreicht, bevor die sensorischen Processe so weit durchlaufen sind, dass die auslösende Wirkung auf den motorischen Apparat beginnt. Besonders klar tritt dieses dann hervor, wenn der percipirte Reiz durch Vermittlung einer Leitbahn der motorischen Zone übermittelt wird (II, § 53, 120). Uebrigens dürfte die Ausdehnung der Latenzzeit in einem sehr actionsfähigen Organe zumeist durch die langsame Abwickelung der sensorischen Processe verursacht sein.

Abgesehen von den locomotorischen Organismen ist die autogene und aitiogene Bewegungsthätigkeit der Pflanzen zumeist darauf berechnet, die Organe während der Entwickelung oder fernerhin allmählich in eine bestimmte Lage zu bringen, und nur vereinzelt (Blätter von Mimosa pudica, gewisse Staubfäden, Narben u. s. w.) ist zur Erreichung gewisser Ziele und Zwecke die Befähigung zu einer schnellen Reizbewegung ausgebildet. Bei diesen schnellen Bewegungen handelt es sich zumeist um eine transitorische Reaction, die durch den plötzlichen Wechsel, also durch einen Uebergangsreiz, ausgelöst wird (bei Mimosa z. B. durch Stoss, d. h. durch den Druckwechsel, durch Transpirationsveränderung u. s. w.). Man kann desshalb diese Reactionen als transitorische, rückregulirende oder Uebergangsreizungen, die Gleichgewichtsbewegungen als permanente oder stationäre Reizungen bezeichnen (I, p. 15). In diesen wird also die Bewegung nicht durch den plötzlichen Wechsel (Uebergangsreiz), sondern dadurch veranlasst, dass das Organ in die den neuen Bedingungen entsprechende Gleichgewichtslage übergeht, in der es so lange verharrt, als die Reizbedingungen und die Eigenschaften der Pflanze unverändert bleiben. In eine solche constante Gleichgewichtslage werden aber bekanntlich die Pflanzenorgane nicht nur bei Constanz der geotropischen, heliotropischen und anderer Orientirungsreize, sondern auch bei Constanz der diffusen Reize, z. B. in den photonastischen und thermonastischen Bewegungen, übergeführt (vgl. I, p. 15).

Mit der Aufstellung dieser Typen sollen aber nicht scharfe Grenzen gezogen sein. Denn thatsächlich wirken beide Reizungen öfters zusammen, und durch das Zusammengreifen wird u. a. der besondere Verlauf der thermonastischen und photonastischen Bewegungen verursacht (II, § 96—104). Ferner kehren nicht alle Organe, wie es die Blätter von Mimosa pudica thun, trotz der Wiederholung der Stösse (der Uebergangsreize) in die Ausgangslage zurück. Vielmehr nehmen z. B. die Ranken, die Blättchen von Oxalis bei Wiederholung der Uebergangsreizung eine neue Gleichgewichtslage an, sowie auch der Muskel bei einer genügend schnellen Aufeinanderfolge der Reizungen in einem Contractionszustand (Tetanus) verharrt.

Auch gehört es nicht zu dem Wesen der transitorischen Reizungen, dass durch einen wirksamen Reiz, wie bei Mimosa pudica, die volle Bewegungsamplitude ausgelöst wird. Vielmehr wird in vielen Fällen, so z. B. bei den Blättchen von Oxalis, durch den einzelnen Stoss nur eine submaximale Reizung und erst durch wiederholte Erschütterungen die völlige Senkung der Blättchen verursacht (II, § 90). Uebrigens ist bereits hervorgehoben (I, p. 19), dass ein labiler Zustand keine unerlässliche Vorraussetzung für die Realisirung einer Reizbewegung

ist. Denn ein labiler Zustand besteht nicht in den Organen, die sich in einer fixen Gleichgewichtslage befinden, und die Reizbewegung, die zu einer neuen Gleichgewichtslage führt, wird z. B. in vielen Fällen ohne eine Steigerung der Wachsthumsthätigkeit, also durch eine entsprechende Lenkung dieses Bewegungsmittels, ausgeführt. Natürlich ist aber die Aufhäufung von schnell activirbarer Spannkraft (potentieller Energie) nothwendig, um die plötzliche Reizbewegung von Mimosa u. s. w. zu ermöglichen.

Sofern nicht durch eine jede erfolgreiche Reizung die maximale Bewegungsamplitude ausgelöst wird, nimmt die Excitation mit der Steigerung des Reizanstosses zu. Es wird dieses dadurch angezeigt, dass nach einer solchen Steigerung die Bewegungsreaction früher bemerklich wird und in derselben Zeit ansehnlicher ausfällt. Ein derartiger Erfolg tritt ebenso bei einer vorübergehenden, als auch bei einer intermittirenden oder continuirlichen Einwirkung des Reizes ein. Im letztgenannten Falle wird zudem z. B. bei einer continuirlichen schwächeren heliotropischen, geotropischen, photonastischen u. s. w. Reizung der Gleichgewichtszustand schon bei einer geringeren Krümmung (Reactionsgrösse) erreicht sein, als bei einer stärkeren Reizung.

Jedoch besteht, wie schon (II, p. 362) angedeutet wurde, kein einfaches Verhältniss zwischen der Grösse des Reizanstosses und der Grösse der Reaction, bezw. der sensorischen Excitation. Diese physiologischen Vorgänge nehmen aber gewöhnlich langsamer zu als der Reiz, so dass im allgemeinen ein ansehnlicherer absoluter Reizzuwachs nothwendig ist, um in dem stärker gereizten Organismus eine gleiche Excitation oder Excitationssteigerung hervorzurufen, wie in der schwächer gereizten Pflanze. Bei der Pflanze wird also, in analoger Weise wie bei dem Menschen, die Sensibilität mit der Steigerung der Inanspruchnahme durch die Reizung abgestumpft (vgl. II, § 124). Auch darin besteht eine Analogie, dass die Pflanze, ebenso wie der Mensch, durch eine genügende Erhöhung der Intensität des Lichtes (oder eines anderen Reizes) veranlasst werden kann, sich von der Lichtquelle zu entfernen. Demgemäss sammeln sich die phototropisch reizbaren, locomotorischen Organismen in einiger Entfernung von der Lichtquelle, d. h. an der Stelle, wo sich, wie wir sagen können, die positiv und negativ phototactische Wirkung das Gleichgewicht halten (II, § 145). Die festgewurzelten Pflanzen aber, die sich in grösserer Entfernung von der Lichtquelle positiv heliotropisch krümmen, nehmen in einem gewissen Abstand von der Lichtquelle eine transversale (diaheliotropische) Stellung ein und bewegen sich bei weiterer Annäherung an die Lichtquelle negativ heliotropisch (II, § 112).

Diese Erfolge beruhen wiederum auf einem Stimmungswechsel, der in vielen Fällen wohl dadurch erzielt wird, dass die verschiedenen Vorgänge (Constellationen), aus welchen der sensorische Process resultirt, bei der Steigerung der Reizung in einem ungleichem Grade beeinflusst werden. Anschaulich tritt dieses z. B. dann hervor, wenn bei der Erhöhung der Concentration die osmotische Reizwirkung (der negative Osmotropismus) derart das Uebergewicht erlangt, dass der positive Chemotropismus äquilibrirt oder überwunden wird (II, § 115, 149).

Durch eine Störung und somit auch durch eine Reizkrümmung werden, wie es das selbstregulatorische Getriebe erfordert, zugleich Gegenreactionen hervorgerufen, die auf die Wiederherstellung des bisherigen Gleichgewichts hinarbeiten. Demgemäss wird nach der Sistirung einer tropistischen oder anderen

Reizung die Reactionskrümmung ausgeglichen und die Lage (Richtung) wiederhergestellt, die das Organ vermöge der inneren dirigirenden Ursachsen (des Autotropismus) anzunehmen strebt (II, § 119). Natürlich ist eine Ausgleichung nicht mehr möglich, wenn die Bewegungsfähigkeit verloren ging. Somit bleiben in den ausgewachsenen Organen die Reizkrümmungen erhalten, zu deren Ausgleichung die Gelenke befähigt sind, solange in ihnen die Bewegungsfähigkeit bewahrt bleibt. Uebrigens hängt es von den obwaltenden Verhältnissen ab, ob die selbstregulatorische Rückwärtsbewegung schneller, oder, wie es zumeist der Fall ist, langsamer verläuft, als die aitiogene Reizbewegung, die sich z. B. in den Blattgelenken von Mimosa pudica u. s. w. viel schneller abspielt, als die allmähliche Wiederherstellung des labilen, reactionsfähigen Zustandes.

Da aber die autogenen dirigirenden Factoren immer thätig sind, so greifen auch dann, wenn nur ein einzelner Aussenreiz influirt, verschiedene Factoren (Reize) zusammen, und der Erfolg resultirt somit auch in diesem Falle, in analoger Weise wie bei der gleichzeitigen Einwirkung von zwei Aussenreizen (II, p. 362), aus dem Zusammenwirken von verschiedenartigen Reizungen. Als eine Folge des Zusammengreifens der autogenen und aitiogenen Factoren, sowie der Wirkungen, die durch die realisirte Bewegung ausgelöst werden, ergiebt sich, dass die Krümmungsreaction in der Regel über die Gleichgewichtslage hinausgeht, die also erst nach einer oder einigen Oscillationen erreicht wird. Dasselbe ist ja auch der Fall bei einem angestossenen Pendel, das erst allmählich zur Ruhe kommt. Ebenso werden z. B. die Temperatur eines Raumes und die Quecksilbersäule des Regulators zunächst sogar erheblich um die Gleichgewichtslage schwanken, wenn sich bei einem schnellen Anheizen des Thermostaten die Luft viel schneller erwärmt, als das Quecksilber im Regulator. Thatsächlich ist auch bei den tropistischen und nastischen Bewegungen, bei dem Rückgang der gereizten Blätter von Mimosa, überhaupt bei den verschiedensten physiologischen Reactionen, eine mehr oder minder auffällige Oscillation um die endliche Gleichgewichtslage zu bemerken. Um solche Oscillationen, die längere Zeit anhalten, handelt es sich auch bei den Nachwirkungen der täglichen Bewegungen (II, § 98). Jedoch können Oscillationen auch aus inneren Ursachen entstehen und unterhalten werden (II, § 79). Ueberhaupt ist zu beachten, dass die physiologischen Reactionen complicirter Natur sind, und dass z. B. durch die allmähliche Accommodation oder durch anderweitige Verschiebungen der Eigenschaften des Organismus (bei Constanz der Aussenbedingungen) eine allmähliche Veränderung der Gleichgewichtslage verursacht werden kann.

Die allgemeinen Erörterungen gelten für höhere und einzellige Pflanzen, sowie für jeden einzelnen Protoplasten. Denn in diesem Elementarorganismus sind die functionell ungleichwerthigen Organe und Theile ohne Frage auch in den Reizprocessen in verschiedener Weise betheiligt (vgl. I, § 7—9; II, § 126, 140). Nur vermögen wir nicht die Organe und die Vorgänge zu präcisiren, durch welche die Perception und die sich anschliessenden Processe vermittelt werden, Processe, die sich, wie alle Vorgänge im Protoplasten, in correlativer Verkettung auf kleinem Raume abspielen. Ebenso ist uns unbekannt, durch welche Veränderungen und Umstellungen im Protoplasten die Eigenschaften, also auch die Sensibilität dieses Elementarorganismus, modificirt werden. So wie aber auch andere Eigenschaften und Fähigkeiten erst zu gewisser Zeit oder unter

bestimmten Bedingungen auftreten oder verschwinden, so ist es auch möglich, dass schon die Perceptionsfähigkeit nicht immer vorhanden ist. Zudem ist es nicht unwahrscheinlich, dass in manchen Fällen die Perception eines Reizes durch die gleichzeitige Auslösung verschiedener Vorgänge zu Stande kommt, so wie es ja auch Maschinen giebt, deren Thätigkeit erst durch das Zusammenwirken verschiedener Auslösungen erweckt und regulirt wird.

Da aber die Organe und Bausteine des Protoplasten zu verschiedenen Leistungen befähigt sind und befähigt sein müssen, so haben wir im Protoplasma für kein Organ eine nur einseitige Reizbefähigung und somit auch nicht die Ausbildung von Sinnesorganen zu erwarten, die ausschliesslich für die Perception eines einzelnen Reizes befähigt sind. Desshalb ist es aber doch möglich, dass z. B. in einem concreten Falle der Zellkern den Reiz percipirt oder als Reflexcentrum functionirt, während sich vielleicht ein anderer Reizprocess ohne eine directe Betheiligung des Zellkerns abspielt. Das trifft z. B. zu, wenn in der kernfreien Cytoplasmamasse vitale Functionen (z. B. Plasmaströmung, Wimperbewegungen) vollbracht und durch Reize beeinflusst werden, wie das u. a. durch die galvanotaktische Reaction zellkernfreier Stücke von Infusorien angezeigt wird (vgl. I, § 9 und II, § 126, 142). Falls aber zur Ausführung der Reizbewegung die Wechselwirkung mit dem Kerne unerlässlich ist, kann dieses Organ dennoch bei der Perception des Reizes unbetheiligt sein. Dieses ist z. B. der Fall, wenn in einem einzelligen Rhizoid von Marchantia oder eines Farnprothalliums durch die Beleuchtung der Spitze eine heliotropische Krümmung ausgelöst wird, obgleich der Kern sich in der Basis des Haares befindet und von dem Lichtreiz direct nicht betroffen wird.

Ohne Frage sind die cytoplasmatischen Theile in einem ungleichen und veränderlichen Grade befähigt. Falls aber z. B. ein bestimmter Reiz nachweislich von den Cilien eines locomotorischen Organismus percipirt wird, so ist damit nicht ausgeschlossen, dass die Hautschicht oder die übrigen Theile ebenfalls sensibel sind. Voraussichtlich wird die mit besonderen Functionen betraute Hautschicht auch bei der Perception gewisser Reize in den Vordergrund treten. In wie weit wir Grund zu der Annahme haben, dass speciell die Richtungsreize durch die relativ ruhende Hautschicht percipirt werden, soll später (II, § 126) beleuchtet werden. Ebenso haben wir fernerhin in Erwägung zu ziehen, ob die Lichtbewegung der Chloroplasten durch den in diesen Organen percipirten Reiz veranlasst wird (II, § 146), und ob der sog. Augenfleck der Schwärmzellen zur Perception des Lichtreizes bestimmt ist (II, § 145).

Die sensorischen Processe werden natürlich nicht schlechthin durch die sichtbaren Bewegungen und Veränderungen im Protoplasten aufgeklärt, die sich als Folgen oder Begleiterscheinungen des Auslösungsprocesses einstellen. So wie man z. B. mit der Thatsache, dass eine Schwärmzelle nach dem Lichte wandert, noch nicht die veranlassenden perceptorischen und ductorischen Vorgänge kennt, so bleiben diese auch unbekannt, wenn etwa in einer Zelle durch einen tropistischen Reiz eine einseitige Anhäufung des Protoplasmas oder der Chloroplasten veranlasst wird. Uebrigens stellen sich in vielen Fällen locale Plasmaanhäufungen rein mechanisch, als eine Folge der realisirten Krümmung ein (vgl. II, § 126). Dass unter Umständen die eigentliche physiologische Perception im Protoplasma durch vorbereitende Processe vermittelt wird, ist bereits p. 359 Anmerk. 2 hervorgehoben worden.

Historisches. Schon seit Ende des 18. und seit Beginn des 19. Jahrhunderts waren nicht nur die schnellen Reizbewegungen von Mimosa etc., sondern auch die heliotropischen und andere Krümmungsbewegungen der Gegenstand von

Studien, die dahin strebten, die causale Verkettung zwischen dem äusseren Anstoss und der Reaction festzustellen oder die mechanische Ausführung der Krümmungsaction aufzuhellen (vgl. II, p. 3, 86), während die kleinen und noch wenig bekannten locomotorischen Pflanzen begreiflicherweise erst späterhin in den Kreis der Untersuchungen gezogen wurden. In diesen Studien ging das Streben zunächst dahin, die Bewegungen als die unmittelbaren Folgen der (mechanischen) äusseren Einwirkungen zu deuten. So wurden z. B. das partielle Etiolement auf der Schattenseite oder die directe Veränderung der elastischen Eigenschaften der Zellhaut durch das Licht als die Ursache des Heliotropismus (II, § 127), die plastische Senkung der Wurzel (II, § 128) oder die mechanische Senkung der specifisch schwereren Nährstoffe und die hierdurch einseitig geförderte Ernährung (und Wachsthumsthätigkeit) als die Ursache des negativen Geotropismus (II, § 127) angesprochen.

Indem man so die directen (mechanischen) Wirkungen des äusseren Agens und die sich daraus als nothwendige Folge ergebenden Bewegungen als den ganzen Inhalt der Reaction ansah, wurde verkannt, dass alle diese Vorgänge in Wirklichkeit verwickelte physiologische Auslösungsprocesse (Reizvorgänge) sind. Allerdings hatte schon 1824 Dutrochet[1]) ausgesprochen, dass bei den heliotropischen, geotropischen etc. Bewegungen das Licht, die Schwerkraft etc. nur die veranlassende Ursache seien, jedoch muss dieser Forscher von dem Wesen der Sache nicht recht durchdrungen gewesen sein, da er späterhin[2]) oft in directen Widerspruch mit den früher ausgesprochenen Principien geräth. Jedenfalls ist aber z. B. in der ausgezeichneten Experimentalphysiologie von Sachs[3]) die causale Auffassung der langsameren Reizbewegungen noch von der angedeuteten mechanistischen Auffassung beherrscht. Nachdem ich dann 1877[4]) betont hatte, dass es sich in diesen und anderen Vorgängen um physiologische Auslösungsprocesse handelt, wurde der Gegenstand, auch in Bezug auf die Reizbewegungen, in der I. Auflage dieses Buches[5]) in einer Weise aufgefasst und behandelt, die durchaus mit dem heutigen Standpunkt übereinstimmt. An der besagten Stelle ist auch die hohe Bedeutung der Untersuchungen von Ch. Darwin[6]) hervorgehoben, durch welche nachgewiesen wurde, dass sich in manchen Fällen die perceptorischen, ductorischen und motorischen Processe räumlich getrennt abspielen (über autonome Bewegungen vgl. II, § 79).

Unserer Aufgabe gemäss haben wir auch in diesem Falle mit den gegebenen Eigenschaften zu rechnen und nicht die Frage zu discutiren, in welcher Weise die Bewegungsfähigkeit und die specifischen Reactionsfähigkeiten erworben wurden. Jedenfalls ist aber die Bewegungsfähigkeit die nothwendige Voraussetzung sowohl

1) Dutrochet, Réch. s. l. structure intime d. animaux et d. végétaux 1824, p. 107, 117, 130 u. s. w.

2) Dutrochet, Memoir. anatom. et physiol. d. végétaux etc. 1837.

3) J. Sachs, Experimentalphysiol. 1865.

4) Pfeffer, Osmot. Untersuch. 1877, p. 202.

5) Pfeffer, Pflanzenphysiol. 1881, Bd. I, p. 3; Bd. II, p. 117, 178, 286, 327 u. s. w. Bald darauf hat Sachs (Vorlesung über Pflanzenphysiologie 1882, p. 717) die Allgemeinheit der Reizvorgänge hervorgehoben, in denen er aber etwas von den Auslösungsprocessen Verschiedenes sieht. Zudem befindet sich Sachs in dem Irrthum, dass eine jede Reizreaction einen labilen Zustand voraussetze. — Näheres über die historische Entwickelung bei Pfeffer, Die Reizbarkeit d. Pflanzen 1893, p. 10 (Sep. a. Verh. d. Gesell. deutsch. Naturf. und Aerzte zu Nürnberg). Siehe auch dieses Buch Bd. I, § 3.

6) Ch. Darwin, Insektenfressende Pflanzen 1876; Bewegungsvermögen der Pflanzen 1881.

für eine autogene, als auch für eine aitiogene Bewegung, die sich nur darin unterscheiden, dass die Bewegung in dem einen Falle durch einen inneren, in dem anderen Falle durch einen äusseren Anstoss (Reiz) veranlasst und dirigirt wird (vgl. Bd. II, p. 161). Ueber diese Beziehungen war Ch. Darwin[1]) offenbar nicht im Klaren, als er die Ansicht aussprach, dass alle Krümmungsbewegungen nur modificirte Circumnutationen seien. Denn in dieser Auffassung ist der Existenz und dem Ursprung der verschiedenen Sensibilitäten (ebenso der inneren Reize) keine Rechnung getragen, durch die (eben so wie bei dem Menschen durch die perceptorischen Sinnesorgane) veranlasst und ermöglicht wird, dass die Bewegungsfähigkeit zu verschiedenen Zielen und Zwecken ausgenutzt wird. Bei der wachsenden Pflanze, sowie bei der herumschwimmenden Schwärmzelle wird natürlich bei einem autogenen oder aitiogenen Anstoss durch eine Modification der bisherigen Bewegungsthätigkeit erreicht, dass eine Krümmung eintritt, oder dass der Schwärmer nach einer bestimmten Richtung wandert. Jedoch wird z. B. bei der geotropischen Reizung des Grasknotens und in allen Fällen, in welchen das Wachsthum (die Bewegung) stille stand, die Bewegungsthätigkeit erst durch den äusseren Reiz erweckt. Autogene und aitiogene Krümmungen (Bewegungen), die dann, wenn beide angestrebt werden, zusammengreifen, sind also nicht nothwendig miteinander verknüpft. Vielmehr sind beide von specifischen Sensibilitäten (bezw. von inneren Reizen) abhängig, die sich, ebenso wie die Sinnesorgane des Menschen, nicht gegenseitig bedingen. Desshalb ist es auch verständlich, dass eine Pflanze, die lebhafte Circumnutationsbewegungen ausführt, auf äussere Reize nur im geringen Grade mit einer Krümmungsbewegung antwortet und umgekehrt. Ausserdem ergibt sich aus diesem und dem folgenden Paragraphen von selbst, dass es auch Pflanzen giebt und geben kann, in welchen die aitiogene Bewegung in anderer Weise (mit anderen Mitteln) ausgeführt wird, als die autogene Bewegung.

§ 78. Die Mittel zur mechanischen Ausführung der Bewegungen.

Aus § 76 und 77 ergiebt sich bereits, dass die Bewegungen nicht nur in Bezug auf die formale Erscheinung und die veranlassende Ursache, sondern auch in Bezug auf die Bewegungsmechanik Verschiedenheiten bieten. So werden die Schwärmbewegungen und die amöboiden Bewegungen (Kap. XIV) mit anderen Mitteln ausgeführt, als die activen Krümmungen (Kap. XII und XIII), die wir an dieser Stelle allein im Auge haben. Wie wir schon hörten (II, § 76), werden diese Krümmungen zumeist durch Wachsthum (Nutationsbewegungen), in gewissen Fällen (bei den Variationsbewegungen) aber durch elastische Dimensionsänderungen, also durch verschiedene Vorgänge erzielt, die hinwiederum durch differente Processe zu Stande kommen können.

Jedenfalls ist die active Krümmung, ebenso die Verminderung oder die Wiederausgleichung der Krümmung, die Folge einer relativ ungleichen Dimensionsänderung in den antagonistischen Partien der Zelle oder des vielzelligen Organes. Es bedarf keiner näheren Erörterungen, wie durch die entsprechende Lenkung dieser

1) Ch. Darwin, Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 489. — Uebrigens bezweifelt Darwin selbst, dass man die Reizbewegungen der Blätter von Mimosa pudica, der Blatttentakeln von Drosera u. s. w. als eine modificirte Circumnutation ansehen könne. — Vgl. auch Wiesner, Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 202.

(physiologischen) Dimensionsänderungen eine geringe oder eine ansehnliche Krümmung erzeugt werden kann, die dauernd bleibt oder nach kurzer oder längerer Zeit wieder ausgeglichen wird. Bei Wiederholung dieser Thätigkeit werden regelmässige oder unregelmässige Schwingungen in einer oder in verschiedenen Ebenen ausgeführt. Wenn aber die Krümmungs- und Ausgleichsthätigkeit ein Organ so umwandert, dass dieses successive nach allen Richtungen der Windrose ausgebogen und also im Kreise herumgeführt wird, so ist damit die circumnutirende Bewegung (Circumnutation) hergestellt, die in auffälliger Weise von dem überhängenden Sprossgipfel der Windepflanzen vollbracht wird (II, § 84). Es ist nicht geboten, im näheren die mechanischen Bedingungen zu discutiren, unter welchen die angedeuteten Bewegungen oder, in anderen Fällen, eine Torsion zu Stande kommen, bezw. zu Stande kommen können. Unter Verweisung auf die bezüglichen Erörterungen bei Nägeli und Schwendener[1]), sei hier nur darauf hingewiesen, dass sich Torsion und Winden nicht immer streng auseinanderhalten lassen, dass man aber im allgemeinen Drehungen, um eine annähernd centrale (in den Stengel etc. fallende) Achse als Tordiren, Drehungen um eine excentrische Achse, also auch das Umschlingen einer Stütze, als Winden bezeichnet.

Da die meisten Pflanzen nur Nutationsbewegungen ausführen, so pflegt mit dem Wachsen die auffällige active Krümmungsthätigkeit zu erlöschen, die natürlich wieder beginnen kann, wenn die Wachsthumsthätigkeit, wie z. B. in den geotropisch gereizten Grasknoten, von neuem aufgenommen wird. Jedoch folgt aus dem Unterbleiben einer activen Krümmung nur, dass eine solche nicht mit genügender Energie durch die Thätigkeit der Pflanze angestrebt wird. Denn bekanntlich lassen sich krautige und verholzte Sprosse merklich und zum Theil sogar sehr ansehnlich beugen, ohne dass die Elasticitätsgrenze überschritten wird. Auch geht aus den Krümmungen, die nach der Längsspaltung eines krautigen Sprosses eintreten (II, § 18), hervor, dass die Energie der Gewebespannung ausreichen würde, um durch eine einseitige Veränderung der Expansionskraft in den antagonistischen Geweben, also durch eine Verschiebung des bisherigen Gleichgewichtszustandes, eine active Beugung zu bewirken, die allerdings nicht ansehnlich ausfallen kann, wenn das Organ eine geringe Biegungsfähigkeit besitzt.

Thatsächlich ist denn auch in denjenigen Organen, die zur Ausführung von Variationsbewegungen bestimmt sind, durch den Aufbau eine grössere Bewegungsfähigkeit hergestellt. Im allgemeinen ist in den Blattgelenken der Leguminosen und anderer Pflanzen die bleibende ansehnliche Krümmungsfähigkeit dadurch erzielt, dass die verholzten, nur wenig dehnbaren Gefässbündel in die Mitte gerückt sind und von einem activen Gewebe umgeben werden, das durch die Elasticität der Wandungen und die Formänderung der Zellen eine ansehnliche Verlängerung und Verkürzung gestattet (II, § 16, 17)[2]). In dem

---

1) Nägeli und Schwendener, Mikroskop, II. Aufl. 1877, p. 416; Schwendener und Krabbe, Abhandlg. d. Berlin. Akad. 1892, p. 56; R. Kolkwitz, Ber. d. bot. Ges. 1895, p. 495 und die an diesen Stellen cit. Literatur.

2) Pfeffer, Die period. Bewegungen d. Blattorgane 1875, p. 3, 157. Ausser in der an dieser Stelle citirten Literatur finden sich Mittheilungen über den anatomischen Bau von Bewegungsgelenken z. B. bei A. Rodrigue, Bull. d. l. soc. bot. d. France 1894, Bd. 41, p. 128; Schwendener, Sitzungsb. d. Berlin. Akad. 1896, p. 535; 1897,

Gefässbündelcylinder, der in Fig. 32 ungefähr die Mitte des Gelenkes einnimmt, liegt also die sich nicht verlängernde neutrale Achse (Fläche), wenn in irgend einer Weise, also z. B. dadurch eine Krümmung herbeigeführt wird, dass die Expansionsenergie (die positive Spannung) des activen Schwellgewebes in der einen Gelenkhälfte steigt oder in der anderen Gelenkhälfte sinkt. In einer solchen Variationsbewegung wird demgemäss die eine (convexe) Flanke erheblich verlängert, während die andere (concave) Flanke in entsprechendem Maasse verkürzt wird. Diese Verkürzung tritt auch rein passiv ein, d. h. auch dann, wenn die concave Flanke durch die steigende Energie in der antagonistischen Gelenkhälfte unter Formänderung der Zellen[1]) comprimirt wird. Uebrigens werden derartige Compressionen auch erzielt, wenn ein Gelenk oder ein anderes Pflanzenorgan innerhalb der Elasticitätsgrenze gewaltsam gekrümmt wird.

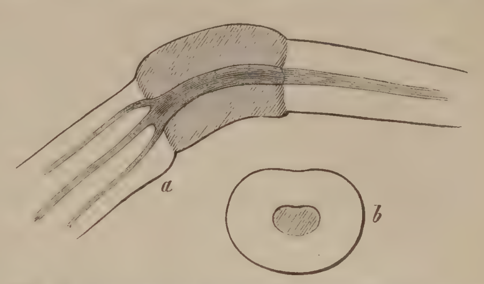


Fig. 32. Längsschnitt (*a*) und Querschnitt (*b*) aus dem Blattgelenk von Phaseolus vulgaris (vergrössert).

Bei einer Nutationsbewegung verlängert sich dagegen die Mittelachse (die der neutralen Achse entsprechende Fläche), und von der Grösse des mittleren Zuwachses, von dem Grad der Einkrümmung, der Dicke des Organs u. s. w. hängt es ab, ob die concav werdende Flanke eine Verkürzung oder eine Verlängerung erfährt oder ihre Länge unverändert bewahrt[2]). Der Erfolg ist begreiflicherweise nicht nur von den Wachsthumsveränderungen und den Wachsthumsbestrebungen in den antagonistischen Geweben abhängig, sondern u. a. auch von der gegenseitigen Verkettung dieser Gewebe und von dem Widerstand, den die Gefässbündel oder andere inactive Elemente ausüben. Dass auch dieser Widerstand eine Rolle spielt leuchtet ein, wenn man den Bewegungsmechanismus der Gelenke beachtet und bedenkt, dass z. B. bei einer Krümmungsbewegung in einem jungen, noch wachsthumsthätigen Gelenke der Gefässbündelcylinder (die neutrale Achse) eine gewisse bleibende Verlängerung erfährt.

Durch die mit der Krümmung verbundene Verkürzung, bezw. Verlängerung der antagonistischen Gewebe wird zwar eine ungleiche Relation der Expansions- bezw. der Wachsthumsthätigkeit markirt, aber nicht angezeigt, ob nur eine oder ob beide antagonistischen Hälften activ und ob in diesem Falle die antagonistischen Gewebe gleichsinnig oder ungleichsinnig thätig sind. Thatsächlich werden, wie zu erwarten, verschiedene Combinationen gefunden. Halten wir uns zunächst an die Variationsbewegungen, so bietet Mimosa pudica den

p. 228; 1898, p. 176; M. Möbius, Festschrift für Schwendener 1899, p. 37. — E. Pantanelli, Studii d'anatomia e fisiologia sui pulvini motori di Robinia et Porliera 1901. Vgl. ferner dieses Buch II, § 104, 128 und Haberlandt, Physiol. Anatom. II. Aufl., 1896, p. 475.

1) Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 73. Weitere Angaben auch in den in Anm. 2 p. 370 citirten Schriften.

2) Pfeffer, Die periodisch. Bewegungen d. Blattorgane 1875, p. 17. Vgl. ferner dieses Buch II, § 88, 103, 128 etc.

Fall, dass in Folge einer Reizung nur die eine Gelenkhälfte erschlafft, während die andere Hälfte zwar nicht gereizt wird, jedoch durch die ihr innewohnende positive Spannung bei der Krümmung wirksam ist (II, § 91). Dagegen nimmt bei den photonastischen Reactionen die Expansionsenergie in beiden Gelenkhälften gleichsinnig, jedoch ungleich schnell zu oder ab, so dass die zuerst erzielte Krümmung mit der Zeit theilweise oder ganz ausgeglichen wird (II, § 104). Die Nachwirkungsbewegungen der Tagesperiode (II, § 104), sowie die autonomen Variationsbewegungen (II, § 82) werden dagegen erzielt, indem gleichzeitig das Expansionsstreben in der einen Gelenkhälfte zunimmt, in der anderen aber abnimmt. Dasselbe geschieht, wenn in dem Gelenke eine heliotropische oder geotropische Krümmung ausgelöst wird (II, § 129).

Voraussichtlich kommen auch bei den verschiedenen Nutationsbewegungen alle möglichen Combinationen vor. In den meisten heliotropischen und geotropischen Krümmungen wird das Wachsthum auf der convexen Seite beschleunigt, auf der concaven Seite verlangsamt, während die mittlere Wachsthumsschnelligkeit (das Wachsthum der Mittellinie) etwas verändert wird oder unverändert bleibt (II, § 129). Dagegen werden die durch einen Contact ausgelösten Krümmungen der Ranken (II, § 88), sowie z. Th. die aitionastischen Nutationsbewegungen (II, § 103) erzielt, indem die mittlere Wachsthumsschnelligkeit transitorisch beschleunigt wird, und indem die antagonistischen Hälften gleichsinnig, aber ungleich schnell reagiren. Es ist aber wohl möglich (jedoch noch nicht sicher gestellt), dass in gewissen Fällen die Krümmung zu Stande kommt, indem das Wachsthum nur in einer Hälfte beschleunigt, bezw. verlangsamt wird, oder indem eine Wachsthumsverkürzung eintritt. Eine Wachsthumsverkürzung durch Formänderung der Zellen ist ja für die Wurzeln bekannt (II, p. 15), und falls dieser Vorgang sich einseitig an einem Organe abspielt, wird natürlich eine Krümmung erzeugt werden[1]). Andererseits tritt nach dem Spalten eines ausgewachsenen Sprosses, in Folge der Gewebespannung, eine Krümmung ein, die im wesentlichen durch die Verlängerung der positiv gespannten Gewebe bewirkt und zuweilen durch die Wiederaufnahme des Wachsthums in diesen Geweben noch weiter vergrössert wird (II, § 18).

Jedenfalls ergiebt sich die Krümmung eines Organes stets als die Resultante aus den mechanischen Bestrebungen und Leistungen der mit einander verketteten Zellen und Gewebe. Durch dieses Zusammenwirken werden bekanntlich auch inactive Theile gekrümmt, und es kann sich ereignen, dass die concav werdende Flanke verkürzt wird, dass also die Zellen in dieser comprimirt werden, obgleich in ihnen (wie in der convexen Flanke) eine Beschleunigung des Wachsthums (bezw. eine Steigerung der Expansion) angestrebt wird. Ferner ist es selbstverständlich, dass die einzelnen Zellen und Gewebe in sich kein actives Krümmungsstreben besitzen müssen, um durch die Vereinigung mit antagonistischen Zellen eine Beugung zu verursachen. Thatsächlich kommen viele (autogene und aitiogene) Bewegungen ohne ein eigenes Krümmungsstreben, also dadurch zu Stande, dass sich die mit einander verbundenen Zellen und

1) Ueber die irrige Annahme Kohl's, nach der die tropistischen Nutationskrümmungen durch Contraction der Concavseite erzeugt werden, vgl. II. § 129, 130.

Gewebe ungleich schnell (bezw. mit ungleicher Energie) verlängern. Auch wird z. B. durch die Krümmung, welche bei dem Spalten eines ausgewachsenen Sprosses eintritt, demonstrirt, dass ein Gewebe, das, wie das Mark, im isolirten Zustand geradlinig fortwächst, in Verbindung mit einem Streifen des Holz- und Rindengewebes eine Krümmung erfährt und bewirkt (II, § 18).

Andererseits lehren die Erfahrungen an Algen, Pilzfäden, Haaren u. s. w., dass sich auch die einzelne Zelle activ krümmen kann, indem in den gegenüberliegenden Flanken der Zellhaut ein ungleich schnelles Wachstum ausgeführt wird. (Ueber Krümmungen durch elastische Verlängerung vgl. II, p. 376.) Für ein Gewebe wird also von Fall zu Fall zu entscheiden sein, ob die Krümmung durch die Verkettung der sich ungleich verlängernden Theile oder durch die active Krümmungsthätigkeit der einzelnen Zellen oder Gewebe zu Stande kommt. Hiernach kann man in mechanischer Hinsicht, gleichviel wie die Bewegungen veranlasst und im näheren ausgeführt werden, Gewebekrümmung und Zellkrümmung (und demgemäss z. B. Photonastie oder Heliotropismus der Gewebe oder der Zellen) unterscheiden[1]).

Eine scharfe Trennung wird freilich in vielen Fällen nicht möglich sein. Denn einmal können beide Vorgänge zusammenwirken, und ferner werden offenbar durch die Krümmung und die hiermit erzielten mechanischen Wirkungen vielfach Reize ausgelöst (II, § 36), durch welche das Wachsthum in den verschiedenen Zonen des sich krümmenden Organes so dirigirt wird, wie es der ungleiche Abstand vom Krümmungsmittelpunkt erfordert. Eine derartige Regulation ist in jedem Falle nöthig, also auch dann, wenn durch das active Krümmungsstreben der einzelnen Zellen eine ausgiebige Krümmung erzielt werden soll. Denn wenn nicht zugleich die Zellen der antagonistischen Flanken ungleich schnell wachsen, wird in einem etwas dickeren Organe selbst dann keine merkliche Krümmung eintreten, wenn sich jede einzelne Zelle in der gleichen Richtung zu krümmen sucht. Augenscheinlich wird z. B. in den heliotropischen und geotropischen Krümmungen schon durch den tropistischen Reiz veranlasst, dass sich nicht nur in der einzelnen Zelle, sondern auch in einem Gewebe eine active relative Steigerung der Wachsthumsschnelligkeit von der concaven zu der convexen Flanke einstellt, dass sich also in einer jeden Längslamelle des Sprosses u. s. w. eine active Krümmungsthätigkeit entwickelt (II, § 129). Dagegen dürften viele autonastischen und aitionastischen Bewegungen durch den Antagonismus der Gewebe, also durch eine Gewebekrümmung, bewirkt werden.

Die methodische Forschung hat zunächst die Vertheilung der activen und passiven Gewebe, sowie die relative Wachsthumsenergie (bezw. Expansionsenergie) in den wirksamen Elementen zu ermitteln und aus dem Zusammenwirken dieser Factoren das Zustandekommen der Krümmungsbewegung zu erklären. Mit der Zurückführung auf diese nächsten Bedingungen sind aber natürlich nicht die Processe erklärt, durch welche die der Krümmungsbewegung zu Grunde liegende Modification der Wachsthumsthätigkeit (bezw. der Expansion) veranlasst und bewirkt wird. Da es aber z. B. bei einer Nutationsbewegung nur auf die Realisirung der auf die Krümmung hinarbeitenden Wachsthumsthätigkeit ankommt, so kann ein Erfolg durch einen jeden Wachsthumsvorgang, also

---

1) Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistungen 1893, p. 414.

sowohl durch plastisches Wachsthum, als auch durch Intussusceptionswachsthum (II, § 8) und unter Umständen durch eine Formänderung von Zellen herbeigeführt werden. Vermuthlich werden aber die verschiedenartigen Wachsthumsprocesse (II, § 8, 9) auch zur Erzielung von Krümmungsbewegungen Verwendung finden. Auch in diesem Falle ist wiederum zu beachten, dass bei formaler Gleichheit des Enderfolges sehr wohl Verschiedenheiten in Bezug auf die näheren oder ferneren motorischen Vorgänge und ebenso in Bezug auf die veranlassenden sensorischen Processe bestehen können.

Bei Behandlung der Wachsthumsmechanik ist bereits erwähnt, dass die intermittirende Zuwachsthätigkeit und somit die mit dieser verknüpften Nutationsbewegungen des Fadens von Oedogonium durch plastisches Wachsen vermittelt werden (II, p. 35), das vielleicht auch bei der Ausführung von Nutationsbewegungen vielfach thätig ist. Auch ist früher (II, p. 31) erörtert, dass die Wachsthumsschnelligkeit gewöhnlich nicht durch eine Veränderung der Turgorspannung, sondern auf andere Weise regulirt wird, und dass sogar während einer geotropischen oder heliotropischen Krümmung die Turgorenergie in der convex werdenden Hälfte, also gerade in denjenigen Zellen etwas sinkt, deren Wachsthum erheblich beschleunigt wurde (II, § 8, 130). Bis dahin ist überhaupt noch in keinem Falle sichergestellt, dass (was ja möglich wäre) die zur Krümmung führende Wachsthumsveränderung durch eine entsprechende Variation der Turgorspannung verursacht wird. Denn die diesbezüglichen positiven Annahmen verschiedener Forscher basiren nicht auf sicher gestellten Thatsachen und sind zum guten Theil aus unrichtigen Anschauungen über das Zustandekommen des Flächenwachsthums der Zellhaut entsprungen (II, § 8, 9)[1]. Uebrigens ist einleuchtend, dass durch die Veränderung des osmotischen (hydrostatischen) Druckes nicht die Reizkrümmung eines einzelligen (radiären) Organes bewirkt werden kann, die auf einem ungleich schnellen Wachsthum der Zellhaut in zwei opponirten Flanken beruht. Sicherlich wird aber die Turgorenergie bei Krümmungsbewegungen, ebenso gut wie bei der Erzielung der Gewebespannungen, durch die entsprechende Lenkung des Wachsthums der Zellhaut zu äusseren und inneren Arbeitsleistungen nutzbar gemacht (II, § 35, Kap. XVI).

Die Expansionsänderungen, auf welchen die Variationsbewegungen beruhen, dürften der Regel nach durch eine active Veränderung der Turgorkraft verursacht werden, die zur Folge hat, dass die elastische Spannung der Zellwand mit der Steigerung der Turgorenergie zunimmt, mit der Verminderung der Turgorenergie abnimmt (vgl. II, § 16, 17). Je nachdem die Zellwand nur wenig oder ansehnlich gedehnt ist, wird bei einer Senkung des Turgors der Gleichgewichtszustand zwischen der Turgorenergie und der Hautspannung schon nach einer geringen oder erst nach einer erheblichen Contraction der Zellhaut und der Zelle wieder hergestellt sein. In den meisten Fällen ist die elastische Dehnung der Wandung so gering, dass an der einzelnen Zelle, sogar bei völliger Aufhebung des Turgors, nur eine geringe und zum Theil eine kaum messbare Verkürzung eintritt.

1) Beiläufig sei erwähnt, dass H. de Vries (Sur les mouvements auxotoniques d. organs végétaux 1880, Sep. a. Archives Néerlandaises Bd. 15), nach dessen Annahme auch die Nutationsbewegungen hauptsächlich durch Turgorveränderungen bewirkt werden sollen, vorschlug, die durch Turgorsteigerung erzielten Bewegungen auxotonische, die durch Turgorsenkungen erzielten allassotonische zu nennen.

Bei den Zellen der Staubfäden der Cynareen ist aber die elastische Zellwand derart gedehnt, dass schon eine partielle Senkung des Turgors eine ansehnliche Contractionsbewegung der Zelle verursacht (II, § 16, 91)[1].

Aber auch dann, wenn sich die isolirte Zelle nicht merklich contrahirt, kann in einem Gewebecomplex durch die Senkung des Turgors eine auffällige Krümmungsbewegung bewirkt werden. Denn wenn, wie es z. B. in den Bewegungsgelenken der Mimosa pudica zutrifft, durch die Reizung die Turgorkraft, und somit die Steifheit und die Widerstandsfähigkeit, nur in den Zellen der einen Gelenkhälfte vermindert wird, so werden diese Zellen durch die Expansionsenergie der anderen (nicht reizbaren) Gelenkhälfte so lange comprimirt, bis wiederum das Gleichgewicht zwischen den beiden antagonistischen Geweben hergestellt ist (II, § 17, 91). In gewissen anderen Fällen, so in den heliotropischen und geotropischen Variationsbewegungen, wird die Einkrümmung des Gelenkes dadurch erzielt, dass die Turgorkraft in der einen Gelenkhälfte abnimmt, während sie gleichzeitig in der antagonistischen Hälfte zunimmt.

Einen analogen Erfolg wie die active Variation des Turgors durch eine physiologische Reaction hat auch die Veränderung des Turgors durch eine plasmolytische Wirkung oder durch eine überwiegende Transpiration. Es ist ja auch allgemein bekannt, dass das Welken und die hiermit verknüpften Bewegungen krautiger Pflanzentheile durch die Senkung der Turgorenergie und die hierdurch bewirkte Verminderung der Steifheit (Tragfähigkeit) der dünnwandigen Zellen verursacht werden (II, § 16, 17). Sind aber die Zellen und Gewebe derart gebaut, dass die künstliche Aufhebung des Turgors keine bemerkliche Bewegung hervorruft, so kann eine solche natürlich auch nicht durch eine physiologische Turgorsenkung bewirkt werden. In diesem Falle kann also eine ansehnliche Turgorschwankung stattfinden, ohne dass sie uns durch eine Bewegungsreaction angezeigt wird.

Bleibt die Turgorkraft constant, so kann eine active Variationsbewegung nur durch die Modification der Eigenschaften der Zellhaut bewirkt werden. So wird eine Verminderung der Elasticität der Wandung eine Steigerung der Turgordehnung, eine Erhöhung der Elasticität eine Verminderung der Turgordehnung zur Folge haben. Ausserdem könnte eine Veränderung der Quellungsfähigkeit eine active Dimensionsänderung der Zellhaut verursachen. Zwar muss man die Möglichkeit zugeben, dass die Zellhaut unter dem Einfluss des lebendigen Protoplasten derartige Veränderungen dauernd oder vorübergehend erfährt, jedoch ist bis dahin nicht erwiesen, dass auf diese Weise eine auffällige und reversible Variationsbewegung erzielt wird.

Der von dem Protoplasten gegen die Zellwand ausgeübte Druck kann, wie früher (I, p. 118) dargethan ist, bei dem normalen Aggregatzustand des Protoplasmas im wesentlichen nur auf osmotischer Energie beruhen. Wenn indess das Protoplasma höhere Cohäsion gewinnt, vermag es auch auf andere Weise, sagen wir kurz durch seine Eigengestaltung, ansehnliche mechanische Leistungen gegen eine Widerlage zu vollbringen (vgl. II, 137, 140). Das ist z. B. aus der Bewegungs- und Arbeitsthätigkeit der Cilien zu ersehen, und es ist nicht unmöglich,

---

[1]) Vgl. über dieses und das folgende: Pfeffer, Zur Kenntniss d. Plasmahaut u. d. Vacuolen 1890, p. 325; Studien zur Energetik 1892, p. 216, 221 etc.

dass durch die Eigengestaltung des Protoplasmas, insbesondere bei kleinen Organismen, ein ansehnlicher Druck gegen die umkleidende Zellwand ausgeübt wird. Falls dieser asymmetrisch vertheilt ist, so kann auf diese Weise auch eine Krümmung der einzelnen, isolirten Zelle bewirkt werden, die sich bei Steigerung oder Verminderung des hydrostatischen (osmotischen) Druckes natürlich nur krümmt, sofern die Zellhaut in den antagonistischen Flanken der Zelle ungleich dehnbar ist. Da aber die elastischen und anderweitigen Eigenschaften durch physiologische Einflüsse modificirbar sind, so ist auch an der isolirten Zelle eine Variationskrümmung auf verschiedene Weise möglich.

Wenn z. B. erwiesen ist, dass die Variationsbewegung durch die Veränderung der Turgorenergie, also durch den Antagonismus zwischen dieser Variablen und der (constant) elastisch dehnbaren Zellhaut, zu Stande kommt, so ist die Zellmechanik auf die nächsten Factoren zurückgeführt. Eine weitere Frage ist dann, wie die Turgorschwankung bewirkt und veranlasst wird, denn thatsächlich kann eine Veränderung des osmotischen Druckes auf verschiedene Weise verursacht werden (I, p. 124). So wird eine Turgorsenkung bei einer jeden Verminderung der osmotisch wirksamen Substanzen eintreten, mag diese Verminderung durch eine Ausfällung, durch eine physiologische Verbrennung, durch die Bildung von minder wirksamen löslichen Stoffen (grösseren Molekülen) oder in anderer Art erzielt werden. Ferner tritt eine Senkung des Turgors ein, wenn durch die Thätigkeit der Zelle dafür gesorgt wird, dass die osmotisch wirksamen Stoffe aus dem Protoplasten exosmiren (I, § 17, 22). Verbleiben diese Stoffe in der Imbibitionsflüssigkeit der Zellhaut, so wird dadurch der osmotische Druck gegen die Zellwand ebenso vermindert, wie durch gelöste Stoffe, die man künstlich zufügt, oder die durch die Thätigkeit des Organismus in der die Zelle umgebenden Flüssigkeit geschaffen werden. Im einen wie in dem andern Falle kann durch die Wiederaufnahme des Secretes, durch die Neubildung osmotisch wirksamer Stoffe u. s. w. die Turgorsenkung ausgeglichen und der frühere Spannungszustand wieder hergestellt werden[1]). In dem regulatorischen Getriebe des Organismus werden aber allgemein, und speciell auch in Bezug auf den Turgor, durch eine Störung die Reactionen erweckt, die auf die Ausgleichung der Störung berechnet sind (I, p. 518, II, p. 32).

Infolge der Turgorsenkung muss sich das Volumen der Zelle so lange unter Hervorpressung von Wasser vermindern, bis der Gleichgewichtszustand zwischen der mit der Contraction abnehmenden Spannung der Zellhaut und der mit der Volumabnahme (Concentration) des Zellsaftes zunehmenden osmotischen Leistung des Zellinhaltes hergestellt ist. Sofern die Turgorsenkung plötzlich eintritt, und sofern die Beschaffenheit der Zelle ein schnelles Hervorpressen des Wassers gestattet, ist es auch möglich, dass die Bewegung so schnell verläuft, wie in den Reizbewegungen der Staubfäden der Cynareen und der Blattgelenke von Mimosa pudica, Reactionen, bei welchen das hervortretende Wasser in die Intercellularräume gepresst wird. Dass aber diese und ebenso andere Zellen mit leicht permeabler Wandung eine genügend schnelle Druckfiltration des Wassers zulassen, ist aus der Schnelligkeit ersichtlich, mit der bei plötzlichem Zutritt einer

1) Vgl. Pfeffer 1890, l. c. p. 331.

Salzlösung die Contraction der Zelle, bezw. die Plasmolyse eintritt. (Pfeffer 1890, l. c., p. 327.)

Da es sich bei diesen Reactionen um eine Druckfiltration, also um ein Hervorpresssen des Wassers durch den von der gespannten Zellhaut ausgeübten Druck handelt, so ist es für den Erfolg einerlei, auf welche Weise der wirksame Druck hergestellt wird. Auch lässt sich aus dem schnellen Verlaufe der Bewegung kein bestimmter Schluss auf die Ursache der Turgorsenkung ziehen, da eine jede der angedeuteten Modalitäten plötzlich eintreten und somit die Bedingungen für einen schnellen Verlauf der Reaction herstellen kann. Aus der hohen Energie, mit welcher diese Bewegungen angestrebt und ausgeführt werden, ergiebt sich aber, dass die Betriebskraft nicht durch die Eigengestaltung (active Contraction) des Protoplasmas gewonnen werden kann, während die zur Verfügung stehende osmotische Energie vollkommen ausreicht, um so hohe mechanische Leistungen zu vollbringen. (Vgl. Pfeffer, 1890, l. c, p. 329.)

In den einzelnen Abschnitten wird im näheren mitgetheilt werden, was in concreten Fällen über die Veranlassung und die Ausführung der Krümmungsbewegungen, überhaupt über bestimmte Bewegungsvorgänge bekannt ist. In Bezug auf die Mechanik wird zunächst immer zu entscheiden sein, ob eine Variations- oder eine Nutationsbewegung vorliegt. Trifft letzteres zu, so muss man darnach streben, durch geeignete Messungen zu ermitteln, ob die Krümmung ohne oder mit Veränderung der mittleren Wachsthumsschnelligkeit zu Stande kommt, und ob bei Zunahme dieser auch in der concav werdenden Flanke eine Beschleunigung des Wachsthums angestrebt wird. Durch geeignete mikrometrische Messungen lässt sich auch an kleinen Objecten eine ausreichende Genauigkeit erzielen[1]. Bei der mikroskopischen Controle einer kurzen Strecke wird zudem durch die Messung der Sehne die Länge des zugehörigen Bogenstückes mit genügender Genauigkeit bestimmt.

Wie früher (I, p. 127) dargethan wurde, kann eine Veränderung der osmotischen Energie nur dann durch die plasmolytische Methode ermittelt werden, wenn die Variation bestehen bleibt, also nicht, wie z. B. in den activen Zellen des Blattgelenkes von Mimosa pudica, nur transitorisch auftritt und sogleich wieder ausgeglichen wird. Uebrigens ist zur richtigen Beurtheilung der Turgorspannung in den gekrümmten Organen zu beachten, dass die osmotische Energie mit der Compression und der Volumabnahme der Zelle steigt. Natürlich folgt aus der Thatsache, dass durch die osmotische Wirkung von Salzlösungen der Turgor und die durch diesen bewirkte elastische Dehnung der Zellhaut aufgehoben werden, noch nicht, dass die Bewegung durch den Wechsel der osmotischen Energie verursacht wird.

Speciell bei Variationsbewegungen vermag die Controle der Biegungsfestigkeit (vgl. II, p. 63) einigen Aufschluss über die Expansionsänderungen in den antagonistischen Geweben zu geben. Denn die Biegungsfestigkeit wird zunehmen, wenn die Expansionskraft nur in einer oder in beiden Gelenkhälften steigt, und abnehmen, wenn die Expansionsenergie in einer oder in beiden Gelenkhälften fällt, während die Constanz der Biegungsfestigkeit anzeigt, dass die Bewegung durch die entgegengesetzte Expansionsänderung in den antagonistischen Geweben

1) Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistungen 1893, p. 293; Periodische Bewegungen 1875, p. 15; Physiolog. Untersuch. 1873, p. 27. Vgl. dieses Buch Bd. II, p. 24.

bewirkt wurde. Die Biegungsfestigkeit wird nach Brücke[1]) ermittelt, indem man die Ausbiegung feststellt, die sich ergiebt, wenn das Organ in normaler und darauf in umgekehrter Lage horizontal gehalten wird. Diese Winkeldifferenz wird an einem Gradbogen abgelesen, der so befestigt ist, dass er mit seinem Mittelpunkt auf das Gelenk eingestellt ist. Ausserdem wird z. B. eine Zunahme der Biegungsfestigkeit dadurch angezeigt, dass die Ausbiegung abnimmt, die ein bestimmter Gewichtszug an dem jedesmal in gleicher Lage befindlichen Organe hervorruft[2]).

Aus der Hebung einer ansehnlichen Last bei den geotropischen Bewegungen ist zu ersehen, dass durch eine Krümmungsbewegung eine ansehnliche Aussenarbeit geleistet werden kann (II, § 128, 166). Ferner giebt der Gegendruck, der nöthig ist, die Bewegung aufzuhalten, ein Maass für die Energie, mit der die Krümmung angestrebt wird[3]). Natürlich kann durch ein Organ, das, wie eine plastische Wurzel, leicht ausbiegt, keine ansehnliche Druckwirkung erzielt werden (II, § 35, 128).

Da die Nutationsbewegungen durch die Wachsthumsthätigkeit bewirkt werden, so ist es begreiflich, dass durch dieselben, ebensogut wie durch die Wachsthumsthätigkeit, eine hohe Aussenleistung vollbracht werden kann (vgl. II, § 35, 128, 166). In den Nutationsbewegungen wird also der Regel nach die Aussenleistung erzielt, indem die Turgorenergie durch die Entspannung der Zellhaut gegen die Widerlage gelenkt wird. Aber auch bei den Variationsbewegungen wird, wie wir hörten, die Betriebskraft im allgemeinen durch die osmotische Energie geschaffen, indem entweder der Turgor steigt, oder indem die zuvor durch die osmotische Energie erzeugte elastische Spannung der Haut durch die Senkung des Turgors nutzbar gemacht wird (II, Kap. XVI).

Sind die antagonistischen Bestrebungen symmetrisch vertheilt, so unterbleibt natürlich eine Krümmung, die sich demgemäss nicht in einem radiären Spross, wohl aber mit grosser Energie einstellt, wenn dieser Spross durch einen medianen Längsschnitt in zwei Hälften gespalten wird (II, § 18). Die Krümmungsenergie hängt ferner von der Vertheilung der activen Elemente ab, weil der Hebelarm, an welchem diese angreifen, mit der Entfernung von der neutralen Achse (dem Drehpunkt) vergrössert wird. Zur Veranschaulichung der obwaltenden Verhältnisse wollen wir annehmen, es seien an dem einen Ende eines längeren, dünnen Stahlbandes, senkrecht gegen dieses und nahe bei einander zwei Metallplättchen aufgelöthet. Wird dann zwischen diese Platten ein wachsthumsthätiges Stengelstück (oder auch ein comprimirtes Kautschukstück) gebracht, so entwickelt dieses einen Druck gegen die aufgelöthete Platte, die den kurzen Arm eines Winkelhebels bildet. Man muss folglich an dem von dem übrigen Theil des Stahlbandes gebildeten längeren Arm zur Aequilibrirung des Krümmungsstrebens ein um so ansehnlicheres statisches Moment wirken lassen, je ferner von dem Stahlband, also von der neutralen Achse und dem Drehpunkt das active

---

1) Brücke, Müller's Archiv f. Physiol. 1848, p. 452. Vgl. Pfeffer, Period. Bewegung. 1875, p. 89.

2) Schwendener (1897), Gesammelte Abhandlg., Bd. II, p. 237.

3) Zur Messung wendet man am besten Apparate an, die schon nach einer geringen Ausbiegung den genügenden Gegendruck liefern. Ueber solche Apparate, die nach dem Princip der Briefwaage hergestellt sind, oder in denen durch die Spannung einer Feder der Gegendruck erzielt wird, vgl. Pfeffer, Periodische Bewegung. 1875, p. 9, 97; Druck- und Arbeitsleistung 1893, p. 389; P. Meischke, Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 33, p. 345. Auch der in diesem Buche p. 146, Fig. 22 abgebildete Federapparat lässt sich verwenden.

Gewebe (oder das Kautschukstück) angebracht ist und angreift. Je mehr also in einem Organe die activen Zellen und Gewebe gegen die Peripherie rücken, um so günstiger gestaltet sich das Krümmungsmoment, d. h. die Lage des Schwerpunktes in diesem System von parallelen Kräften, die gegen eine durch das Bewegungsorgan gelegte Querschnittsfläche gerichtet sind. Folglich sind die Vertheilung der activen Zellen, die von diesen entwickelten Aussenleistungen und die Lage des resultirenden Schwerpunktes noch nicht exact bestimmt, wenn das zur Aequilibrirung nothwendige statische Moment ermittelt ist[1]). Dem Wesen nach gelten diese Erörterungen ebensowohl für eine Variations-, als auch für eine Nutationsbewegung, sowie ferner für eine kurze und eine lange Bewegungszone. Diese lässt sich übrigens beliebig verkürzen, indem man den übrigen Theilen die Ausführung der angestrebten Bewegung durch eine geeignete Bandage unmöglich macht[2]).

Es ist nicht nöthig, besonders auf verschiedene Verhältnisse einzugehen, die nach dem Gesagten ohne weiteres verständlich sind. So ist klar, dass ein dünnes Organ in Bezug auf die Ausgiebigkeit und die Schnelligkeit der Bewegung im Vortheil ist, weil zur Erzielung derselben Einkrümmung die peripheren Gewebe eines dickeren Organes eine ansehnlichere Verlängerung ausführen müssen[3]). Uebrigens tritt die Krümmung, oder die ansehnlichste Krümmung, nicht immer in der schnellst wachsenden Region ein, da sich die Krümmungsbedingungen zuweilen erst späterhin einstellen (II, § 128, 129). Ferner werden die Krümmungsbewegungen durch die Aussenbedingungen in analoger Weise beeinflusst, wie das Wachsthum und die übrige Thätigkeit der Pflanze. Es ist deshalb begreiflich, dass in gewissen Fällen (z. B. bei Ranken) die Bewegung durch die reichliche Zufuhr von Wasser beschleunigt, in anderen Fällen (z. B. Mimosa) aber die Reactionsfähigkeit durch die Injection der Intercellularräume mit Wasser beeinträchtigt oder aufgehoben wird.

Kapitel XII.

Krümmungsbewegungen.

Abschnitt I.

Autonome Bewegungen.

§ 79. Vorkommen und Verbreitung.

Autonome (autogene, spontane) Bewegungen nennen wir alle Bewegungsvorgänge, die bei völliger Constanz der Aussenbedingungen durch die Eigenthätigkeit des Organismus vollbracht werden (II, p. 161). Somit ist die ganze

---

1) Vgl. Pfeffer 1875, l. c. p. 99; 1893, l. c. p. 392.
2) P. Meischke l. c. p. 348.
3) Vgl. Rothert, Cohn's Beiträge z. Biologie 1896, Bd. 7, p. 173; dieses Buch II, § 129.

automorphotische Entwicklung eine autogene Bewegung (vgl. II, p. 247). Jedoch betrachten wir an dieser Stelle nur die spontanen Krümmungsbewegungen, berücksichtigen also nicht die locomotorischen Bewegungen, die Schwingungen der Cilien, die Protoplasmaströmung u. s. w., die ebenfalls autogene Vorgänge sind (II, Kap. XIV).

Je nachdem sich die Bewegung wiederholt, also in Schwingungen um eine Gleichgewichtslage besteht, oder (wie z. B. bei der Entfaltung der Knospen) nur einmal eintritt, also dazu dient, das Organ in eine neue Gleichgewichtslage zu bringen, pflegt man periodische (oscillirende) und einmalige (ephemere) Bewegungen[1]) zu unterscheiden, zwei Typen, die natürlich durch Uebergänge und Combinationen verknüpft sind. Uebrigens fehlen periodische Bewegungen keinem wachsenden Organe. Denn wie wir bereits hörten (II, p. 20), oscillirt die Zuwachsbewegung derart, dass die Spitze eines Organes abwechselnd langsamer und schneller fortrückt und in Folge der periodischen Krümmungen eine complicirte Raumcurve beschreibt. Fallen diese autonomen Ausbiegungen vielfach sehr gering aus, so können sie doch bei genügender Vergrösserung überall erkannt werden, und zwar ebensowohl bei höheren Pflanzen, als auch bei Organismen oder Organen, die aus einer Zelle (Phycomyces, Mucor[2]) oder aus einer Zellenkette (Spirogyra, Penicillium etc.) aufgebaut sind. Die Allgemeinheit dieser Oscillationen geht schon aus den Versuchen von Ch. Darwin[3]) hervor, obgleich in diesen die Aussenbedingungen einen gewissen Einfluss ausübten, und wird z. B. durch die Experimente bestätigt, die Fritzsche (l. c.) bei voller Constanz der Aussenbedingungen ausführte.

Bei ansehnlicher Bewegungsthätigkeit ist aber leicht zu erweisen, dass die Oscillationen nicht durch eine Veränderung in den Aussenbedingungen, sondern durch innere Ursachen veranlasst werden. Solche auffällige periodische Krümmungsnutationen sind z. B. die kreisenden Bewegungen des Sprosses der Schlingpflanzen, sowie die hin- und hergehenden Schwingungen der Blüthenschäfte von Tulipa, Allium u. s. w., die zum Theil soweit gehen, dass der Spross während der Entwickelung bogig abwärts gekrümmt wird[4]). Dass aber nicht nur ein Ge-

---

1) A. P. de Candolle (Mémoires d. savants étrangers d. l'Institut de France 1806, Bd. I, p. 338) nannte die sich einmal öffnenden Blüthen ephemere Blumen, die sich wiederholt öffnenden Aequinoctialblumen. Fernerhin ist dann »ephemer« in dem bezeichneten, weiteren Sinne benutzt worden.

2) Fr. Darwin, Bot. Ztg. 1881, p. 474; C. Fritzsche, Ueber die Beeinflussung d. Circumnutation durch verschiedene Factoren. Leipzig. Dissertation 1899, p. 9 (Phycomyces); J. Wortmann, Bot. Ztg. 1881, p. 384 (Mucor stolonifer).

3) Ch. Darwin, Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen, übers. v. Carus 1881. Dass schon eine geringe Modification der Aussenbedingungen einen gewissen Erfolg haben kann, ist bekannt und z. B. auch aus den Versuchen von Ch. Darwin und Fritzsche (l. c.) zu ersehen. Für Pilze vgl. z. B. auch M. O. Reinhardt, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 23, p. 479; C. Sokolowa, Das Wachsthum d. Wurzelhaare und Rhizoiden 1897. Weitere Literatur in § 79—82. In den meisten Experimenten Ch. Darwin's wurde schon durch die Befestigung eines Zeigers an dem wachsenden Organ eine gewisse Störung bewirkt. Ueber Methodik siehe II, p. 387.

4) Thatsachen bei Ch. Darwin, l. c. und in den andern schon citirten Schriften. Ferner bei: Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 323; Lecoq, Bullet. d. l. soc. bot. d. France 1867, p. 153 (Blatt von Colocasia); F. Müller, Jenaische Zeitschr. f. Medic. u. Naturwiss. 1870, Bd. 5, p. 134 (Blüthenstiele von Alisma); Sachs, Lehrbuch, III. Aufl.

webekomplex, sondern auch die einzelne Zelle (Zellkette) ansehnliche autonome Krümmungsbewegungen auszuführen vermag, wird unter anderem durch die Stolonen von Mucor stolonifer (Wortmann l. c.) sowie durch die Fäden von Spirogyra und anderen Zygnemaceen demonstrirt. Bei diesen Algen kann man leicht verfolgen, dass der Faden durch die Nutation in verschiedener Weise und nicht selten bis zur Bildung von Ringen und Schlingen eingebogen wird, um sich dann nach einiger Zeit wieder gerade zu strecken. Ebenso wie bei dem Längenwachsthum (II, p. 21) pflegen Perioden relativer Ruhe und erhöhter Thätigkeit abzuwechseln, in welchen dann schon in wenigen Minuten eine ansehnliche, in 10—30 Minuten eine ringförmige Krümmung erzielt werden kann[1]. In Verbindung mit dem stossweisen Wachsthum führt auch der Faden von Oedogonium zeitweise eine ansehnliche Seitenbewegung aus, die ja entstehen muss, wenn der vorbereitete Zellstoffring einseitig einreisst und somit eine einseitige Förderung des plastischen Hautwachsthums eintritt (II, p. 11, 21).

Da die Pflanzen ungleich befähigt sind, da sich ferner die Ausgiebigkeit der Bewegungsthätigkeit mit dem Entwicklungsstadium und mit den (constanten) äusseren Bedingungen ändert, so giebt es alle Abstufungen zwischen geringfügigen und ansehnlichen Nutationen. Durch diese werden gleichmässige und regelmässige Curven selbst dann nicht beschrieben, wenn eine ausgesprochene Tendenz besteht, entweder kreisende oder pendelartige Bewegungen auszuführen. Im letzteren Falle pflegen die an sich gekrümmten Bewegungsbahnen in unregelmässiger Weise sich zu durchkreuzen. Aber sogar bei den elegantesten Circumnutationen ändert sich häufig die Neigung des Organes, das sich gelegentlich auch einmal gerade streckt und eine hin- und hergehende Schwingung vollführt[2]. Andererseits kann bei den geringfügigen Bewegungen vorübergehend einmal eine kreisende oder eine pendelartige Bewegung bemerklich werden, obgleich die Projection der sich fortbewegenden Spitze des Organs eine ganz unregelmässige Curve zu liefern pflegt (Fig. 33 u. 34). Bei flächenförmigen, bezw. dorsiventralen Organen wird jedoch im allgemeinen aus rein

---

1873, p. 827; Rodier, Compt. rend. 1877, Bd. 84, p. 961 (Ceratophyllum); Wiesner, Bewegungsvermögen 1881; H. Vöchting, Bewegungen d. Blüthen u. Früchte 1882, p. 186 u. s. w.; A. Hansgirg, Phytodynamische Untersuch. 1889; Beihefte z. Botan. Centralbl. 1902, Bd. 12, p. 248; Phycolog. und Phytophysiol. Unters. 1893; Askenasy, Ber. d. bot. Ges. 1890, p. 77 (Maiswurzel); [A. Schulz, Ber. d. bot. Gesellsch. 1902, p. 526, 580; Neubert, Jahrb. f. wiss. Bot. 1902, Bd. 38, p. 149 (Allium); O. Richter, Ber. d. bot. Gesellsch. 1903, p. 175 (Keimlinge)].

1) Diese Bewegungen der Zygnemaceen waren schon Link (Grundlehren d. Anatom. und Physiol. 1807, p. 263), sowie Meyen (Pflanzenphysiol. 1839, Bd. 3, p. 567) bekannt und wurden von Hofmeister (Jahreshefte d. Vereins f. vaterländ. Naturkunde in Württemberg 1874, Bd. 30, p. 211) und von Oltmanns (Flora 1892, p. 199) näher studirt. Dass sie auch bei vollster Constanz der Aussenbedingungen vor sich gehen, wurde in meinem Institut durch E. Winkler (Krümmungsbewegungen von Spirogyra 1902) sichergestellt. Dieser constatirte auch, dass die Krümmungen bei plötzlicher Tödtung des Fadens erhalten bleiben, dass sie also Wachsthumsbewegungen sind. Zur Demonstration dieser Bewegungen benutzt man am besten isolirte Fäden, die sich auf einem weissen Porzellanteller in Wasser befinden.

2) Vgl. z. B. Ch. Darwin, Kletternde Pflanzen 1876, p. 89; Dutrochet, Annal. d. scienc. naturell. 1843, II. sér., Bd. 20, p. 314; Fritzsche, l. c. etc.

mechanischen, bezw. aus physiologischen Gründen die Ausbiegung in einer bestimmten Bewegungsebene bevorzugt sein. Das gilt ebenso für die Variationsbewegungen (II, p. 383), die durchschnittlich regelmässiger verlaufen, als die Nutationsbewegungen. Natürlich werden pendelartige Schwingungen vom Beginn des Rückganges ab bis zu einem Maximum beschleunigt. In dieser Curve fehlen aber wohl nie secundäre Oscillationen, die zuweilen auch bei Circumnutationen sehr ansehnlich ausfallen.

Sind die Circumnutationsbewegungen (die revolutive oder die rotirende Nutation)[1]) in so hohem Maasse ausgebildet, wie bei dem überhängenden Spross der Windepflanzen und bei vielen Ranken, so pflegen sie der Regel nach in derselben Richtung fortzuschreiten. Jedoch wird bei gewissen Ranken, ferner an dem Spross bestimmter Blattkletterer und sogar bei einigen Windepflanzen auch



Fig. 33. Nutation des Scheidenblattes der Keimpflanze von Zea Mais. Die Bewegung der Spitze ist ca. 25 mal vergrössert in der Bd. II, p. 387 angegebenen Weise vom 4. Febr. 8½ Uhr Vormittags bis 6. Februar 8 Uhr Nachm. auf einer Glasplatte aufgezeichnet worden. (Nach Ch. Darwin.)

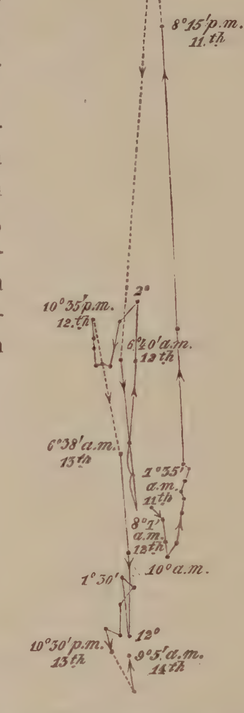


Fig. 34. Circumnutation eines 40 mm langen Cotyledon von Lagenaria vulgaris. Vergrössert. (Nach Darwin.) Die Bewegung ist in derselben Weise wie in Fig. 33, von 11. Juli 7 Uhr 35 Min. Vorm. bis 14. Juli 9 Uhr 5 Min. Vorm. aufgezeichnet.

eine sich wiederholende Umkehrung der Bahn beobachtet[2]). In jedem Falle ist aber die Circumnutation die Folge davon, dass die einseitige (epinastische) Förderung des Wachsthums in entsprechender Weise den Spross umwandert. Demgemäss wechselt an dem circumnutirenden Organe fortwährend die convexe und die vorausgehende Flanke in analoger Weise, wie bei dem an einem Ende fixirten Kautschukschlauch, dessen freies Ende man überbiegt und im Kreise herum-

---

1) Ch. Darwin (Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 1) führte die Bezeichnung Circumnutation, Dutrochet (Annal. d. scienc. naturell. 1844, III. sér., Bd. 2, p. 157) die Bezeichnung revolutive Nutation ein.

2) Lit.: Darwin, Bewegungen und Lebensweise d. kletternden Pflanzen 1876, p. 27, 37, 35, 47, 63 etc.; O. Müller, Cohn's Beiträg. z. Biologie 1887, Bd. 4, p. 103; Wortmann, Bot. Ztg. 1887, p. 65; J. Baranetzki, Die kreisförmige Nutation u. das Winden d. Stengel 1883, p. 11.

führt. Unter diesen Umständen kommt also keine Torsion des circumnutirenden Objectes zu Stande, die aber eintritt, sobald man den Schlauch so herumführt, dass dauernd dieselbe Flanke vorausgeht. Natürlich kann auch durch Torsion (II, p. 386) eine kreisende Bewegung des überhängenden Sprosses erzielt werden.

Wir halten uns hier an die frei nutirenden Organe, welche bei den Schlingpflanzen zur Verfügung stehen, wenn man den über die Stütze hinausgewachsenen Spross oder die (noch tragfähigen) jungen Pflanzen verwendet, an denen die Circumnutation begonnen hat (über das Winden siehe II, § 84). Es pflegt dann bei den Schlingpflanzen der ganze wachsthumsthätige Sprossgipfel nutationsthätig zu sein. Wie die Wachsthumszone (II, p. 13) ist folglich auch der geneigte und circumnutirende Sprosstheil ziemlich lang. Bei dem Hopfen erreicht dieser Sprosstheil z. B. eine Länge von 20—30 cm, bei Hoya carnosa von 80 cm[1]). Bei den dauernd fortwachsenden Sprossen wird auch die Circumnutation continuirlich fortgesetzt, während dieselbe z. B. bei den Ranken mit dem Wachsthum erlischt. Uebrigens beginnt die revolutive Nutation der Ranken erst, nachdem diese sich völlig entfaltet haben, also eine ansehnliche Länge besitzen[2]). Auch bei den Windepflanzen wird eine ansehnliche Circumnutation erst aufgenommen, nachdem die Keimpflanze eine gewisse Höhe erreicht, also ein oder einige nicht circumnutirende Internodien entwickelt hat[3]).

Unter günstigen Bedingungen wird z. B. von Scyphanthus elegans, Akebia quinata, Convolvulus sepium, Phaseolus vulgaris ein Umlauf in 1—2 Stunden, von Lonicera brachypoda in 5—6, von Adhatoda cydoniaefolia aber erst in 24—48 Stunden ausgeführt[4]). Die nicht windenden Stengel von Passiflora gracilis (Darwin, l. c. p. 118), die Ranken von Cobaea scandens u. s. w. circumnutiren übrigens ebenso schnell wie die besten Windepflanzen (Darwin, l. c. p. 82). In allen Fällen ist aber die Bewegungsschnelligkeit unter constanten Aussenbedingungen ansehnlichen Schwankungen unterworfen. (Ueber das Zustandekommen der Circumnutation siehe II, § 80.)

Variationsbewegungen. Autogene Variationsbewegungen scheinen keinem bewegungsfähigen Gelenke zu fehlen. Während aber diese Bewegungen bei den Blättchen von Acacia lophantha ganz geringfügig sind, werden sie schon merklicher bei den Blättchen von Mimosa pudica und Phaseolus vulgaris und sehr ansehnlich bei den Blättchen von Oxalis acetosella und Trifolium pratense, von denen die ersteren eine pendelartige Schwingung von 20—70 Grad in $^3/_4$—2 Stunden, die letzteren eine Schwingung

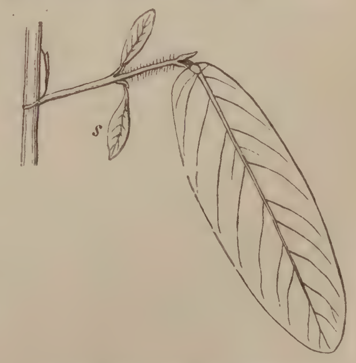


Fig. 35. Ein Blatt von Desmodium gyrans. Natürl. Grösse.

1) Darwin, l. c. p. 3.
2) Darwin, l. c. p. 5; Wortmann, l. c. p. 51; [Fitting, Jahrb. f. wiss. Bot. 1903, Bd. 38, p. 547].
3) H. Mohl, Ranken- und Schlingpflanzen 1827, p. 104; Ch. Darwin, l. c. p. 4, 26, 33 etc.; H. Schenck, Beiträge z. Biologie u. Anatomie d. Lianen 1892, I, p. 128.
4) Ch. Darwin, l. c. p. 25; E. Simons, Contributions from the Botanical Laboratory of Pennsylvania 1898, Bd. 2, p. 66.

von 40—150 Grad in 1 1/2—4 Stunden ausführen[1]). Die schnellsten Bewegungen finden sich aber bei den Seitenblättchen von Desmodium gyrans (Fig. 35 bei s), die elliptische Bahnen beschreiben und bei 35° C. einen Umlauf in 85—90 Secunden vollenden[2]).

Die Bewegungen von Desmodium sind aber in einem solchen Grade von einer hohen Temperatur abhängig, dass nach Kabsch (l. c.) die Umlaufszeit auf 4 Minuten verlängert wird, wenn die Temperatur auf 28—30° C. sinkt, und dass bei 22° C. die Bewegungen auf ein Minimum reducirt sind. Anscheinend ändert sich bei dieser circumnutirenden Variationsbewegung die Excentricität der elliptischen Bahn mit der Bewegungsschnelligkeit (Hofmeister, l. c.). Wenn ferner die aufsteigende Bahn langsamer als die absteigende Bahn durchlaufen wird, so wird dieses wohl durch die vermehrte Arbeitsleistung bei der Hebung des Blattes verursacht sein[3]).

Eine sehr ansehnliche, pendelartige Bewegung, die nach Gad[4]) durch Variation vermittelt wird, führt das Gynostemium in der Blüthe von Stylidium adnatum aus. Da hierbei das Gynostemium dem Labellum angepresst und durch eine Klemmvorrichtung an diesem festgehalten wird, so kommt nach der Einleitung der rückgängigen Bewegung eine ansehnliche Spannung zu Stande, die zur Folge hat, dass das Gynostemium eine plötzliche Schnellbewegung ausführt, wenn es durch die zunehmende Spannung losgerissen wird. Diese Schnellbewegung, die begreiflicherweise durch eine Berührung frühzeitiger ausgelöst wird, wurde von Kabsch (l. c.) irrigerweise, analog wie die Reaction der Blätter von Mimosa pudica, als eine physiologische Reizbewegung angesehen. Die Richtigkeit der Gad'schen Deutung ergiebt sich aber daraus, dass die Schnellbewegung unterbleibt, wenn das Labellum beseitigt oder auf dieses ein Stückchen Papier gelegt ist. Indem hierdurch das Functioniren der Klemmvorrichtung unmöglich gemacht wird, bleibt das Gynostemium so lange angepresst, bis endlich die allmähliche Abhebung beginnt, nachdem das innere Streben nach der rückgängigen Bewegung genügend vorgeschritten ist. Eine analoge, physikalische Schnellbewegung kommt natürlich auch zu Stande, wenn die sich bewegenden Blättchen von Desmodium, Trifolium etc. durch ein anderes Blatt, durch einen Papierstreif etc. so lange aufgehalten werden, bis in den Bewegungsgelenken die genügende Spannung entstanden ist. Uebrigens werden auch durch die Wachs-

---

1) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 133; Ch. Darwin, Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 270. Anderweitige Literatur ist an diesen Stellen citirt.

2) Kabsch, Bot. Ztg. 1861, p. 355. An dieser Stelle, ferner bei Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 332; Meyen, Pflanzenphysiol. 1839, Bd. 3, p. 553; Treviranus, Physiologie 1838, Bd. 2, p. 766 ist die anderweitige Literatur über diese schon lange bekannten Bewegungen citirt. Vgl. ausserdem Stahl, Bot. Ztg. 1897, p. 98.

3) Cels, Sylvestre und Hallé, Annal. d. Botanik von Usteri 1796, Stück 19, p. 63; Kabsch, l. c. p. 355.

4) Gad, Bot. Ztg. 1880, p. 216; A. J. Schilling, Der Einfluss der Bewegungshemmung auf d. Arbeitsleist. d. Blattgelenke v. Mimosa pudica, Habilitationsschrift 1895, p. 18. Nach G. P. Burns, Flora 1900, p. 344, soll eine Wachsthumsbewegung vorliegen. [Haberlandt, Sinnesorgane im Pflanzenreich 1901, p. 73.] — Ob die von Lindley (cit. nach Morren, Annal. d. scienc. naturell 1843, II. sér., Bd. 19, p. 91) und Morren (l. c.) beobachteten Bewegungen am Labellum von Megaclinum falcatum und von Pterostylis Wachsthums- oder Nutationsbewegungen sind, ist noch nicht festgestellt. Zudem wird durch erneute Untersuchungen zu entscheiden sein, ob es sich wirklich um autonome Bewegungen handelt. Vgl. auch die Literatur bei A. Hansgirg, Phycolog. u. Phytophysiologische Unters. 1893, p. 149.

thumsenergie z. B. in der Blüthe von Genista und verschiedenen anderen Papilionaceen Spannungen erzeugt, die endlich eine Schnellbewegung zur Folge haben[1].

Ephemere Bewegungen. Wenn sich eine Pflanze unter constanten Aussenbedingungen entwickelt, wenn also aitiogene Reactionen infolge des Wechsels der Aussenbedingungen ausgeschlossen sind, so stellt der ganze Entwickelungsgang, durch den die Organe geschaffen, ausgestaltet und in eine bestimmte Lage gebracht werden, eine Kette von ephemeren Bewegungen vor. Zu diesen gehören also auch alle die Krümmungsbewegungen, die bei der Entfaltung der Laub- und Blüthenknospen, bei der Ausbildung und Wiederausgleichung der Einkrümmung an der Sprossspitze der Keimpflanze von Faba u. s. w. (Fig. 1, Bd. II, p. 9), der Zweige von Ampelopsis, der Blüthenstiele von Papaver, der Fruchtstiele von Campanula u. s. w., überhaupt dadurch ausgeführt werden, dass die relative Wachsthumsthätigkeit in den antagonistischen Flanken (die Epinastie, Hyponastie, Isonastie, II, p. 83) durch das selbstregulatorische Walten in entsprechender Weise gelenkt und modificirt wird.

Da aber durch diese autogene Thätigkeit (durch den Autotropismus, II, § 119) die Organe häufig erst nach einem einmaligen oder mehrmaligen Hin- und Hergang in eine bleibende Gleichgewichtslage übergeführt werden, so giebt es, wie schon bemerkt wurde, keine bestimmten Grenzen zwischen ephemeren und periodischen Bewegungen. Wenn sich also z. B. bei Ruta graveolens (Fig. 36) ein jedes Staubgefäss bei der Entfaltung der Blüthe zunächst von dem Fruchtknoten entfernt, dann sich diesem von neuen anlegt und sich endlich nach den Blumenblättern zurückkrümmt, so kann man diesen Vorgang mit vollem Recht als eine periodische Bewegung ansprechen. Das ist auch erlaubt, wenn sich eine Blüthe mehr als einmal öffnet und schliesst, also keine typisch ephemere Blüthe ist[2].



Fig. 36. Ruta graveolens. Die vorderen Blumenblätter und Staubgefässe sind entfernt. Das Staubgefäss *a* liegt dem Fruchtknoten an, *b* wird sich demnächst anlegen, *c*, dessen Anthere verstäubt ist, war vor einiger Zeit dem Fruchtknoten angepresst.

Durch eine entsprechende Vertheilung der Wachsthumsthätigkeit (vgl. II, p. 11) kann auch bewirkt werden, dass sich die älteren und jüngeren Zonen desselben Organes in einer verschiedenen Krümmungsphase befinden. So erhält z. B. der sich entwickelnde Farrenwedel eine S-förmige Gestalt, indem der spiralig eingerollte, jugendliche Spitzentheil durch das epinastische Wachsthum aufgerollt und dann über die Gleichgewichtslage hinausgeführt wird, welche die älteren Theile annehmen. Ferner treten besonders an dem Stengel der im Dunklen erwachsenden Keimpflanzen von Pisum sativum, Vicia sativa u. a. wellenförmige Biegungen ein, die sich über einige Internodien erstrecken, und die je nach der Pflanzenart in derselben oder in verschiedenen

---

1) Vgl. z. B. F. Ludwig, Biologie der Pflanzen 1895, p. 472.

2) Ueber ephemere Blüthen siehe A. P. de Candolle, Mémoir. d. savants étrangers d. l'Institut d. France 1806, Bd. 1, p. 338; Dutrochet, Mémoires etc., Brüssel 1837, p. 238; Royer, Annal. d. scienc. naturell. 1868, V. sér., Bd. 9, p. 350; A. Hansgirg, Physiolog. u. phycophytolog. Unters. 1893, p. 163, Beiheft z. Botan. Centralbl. 1902, Bd. 12, p. 268; Oltmanns, Bot. Ztg. 1895, p. 31. [A. Schulz, l. c. 1902.] Vgl. auch Bd. II, § 96—100.

Ebenen liegen[1]). Auch die seitliche Ablenkung der Internodien (Wiesner's unterbrochene Nutation), die häufig mit der Stellung und Entwickelung der Achselknospe verknüpft ist, und die durch die geeignete Fortentwickelung zur Formirung einer Scheinachse führen kann, gehört zu den besonderen ephemeren Bewegungen.

Zu den autonomen Bewegungen zählen auch die aus inneren Ursachen erzeugten Torsionen und Windungen. Dahin gehören unter andern die in II, § 85 zu besprechenden Torsionen im Stengel der Schlingpflanzen. Als weitere Beispiele mögen hier die contorte Knospenlage der Blüthe von Convolvulus, die Drehungen des Kronenzipfels von Cyclamen, der Blüthenlippe von Himantoglossum, des Internodiums von Chara, des Peristoms von Barbula genannt sein[2]). Ferner wird ein autogenes Winden z. B. in dem Stiele der weiblichen Blüthen von Vallisneria, bei den Hülsen von Medicago und von denjenigen Ranken (II, § 88) ausgeführt, die keine Stütze erfassten.

Im Obigen sollte nur an einigen Beispielen auf die allgemeine Verbreitung und die grosse Mannigfaltigkeit der autogenen Krümmungsbewegungen hingewiesen werden, die wir noch vielfach bei der Behandlung der aitiogenen Bewegungen (Kap. XII, XIII) als mitwirkende Factoren zu berücksichtigen haben. Uebrigens lassen sich zahlreiche Beispiele von autogenen Krümmungsbewegungen aus dem Verlauf des üblichen Entwickelungsganges entnehmen. Denn wenn in diesem viele Bewegungen durch die äusseren Factoren veranlasst werden, so lässt sich doch oft ohne nähere Studien mit Sicherheit oder Wahrscheinlichkeit sagen, welche Vorgänge auch ohne den Wechsel der Aussenbedingungen zu Stande kommen würden. Zu diesen autonomen Bewegungen gehören unter andern wohl die meisten Bewegungen der Sexualorgane, die vielfach für die richtige Uebertragung des Blüthenstaubes wichtig sind. Solche Bewegungen der Staubgefässe werden z. B., ausser bei Ruta, bei Dictamnus, Parnassia, Saxifraga u. s. w., Bewegungen der Griffel bei Saxifraga, Nigella, Bewegungen der Narben bei Mimulus, Martynia, Epilobium gefunden[3]).

Historisches. Schon im vorigen Jahrhundert zogen die auffälligen Bewegungen der Seitenblättchen von Desmodium gyrans die Aufmerksamkeit auf sich, und Hales erwähnt bereits einzelne ephemere Nutationskrümmungen[4]). Weiterhin wurde die Circumnutation der Schlingpflanzen durch Palm[5]) und

---

1) Wiesner spricht in diesem Falle von undulirender Nutation. Wiesner, Die undulirende Nutation d. Internodien 1876 (Sep. a. Sitzungsb. d. Wiener Akad., Bd. 77, Abth. I); Bewegungsvermögen 1881, p. 22; Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1883, Bd. 88, Abth. 1, p. 454. Ueber derartige Erscheinungen an Algen siehe z. B. Nägeli, Pflanzenphysiol. Unters. 1855, Heft 1, Taf. V; Berthold, Jahrb. f. wiss. Bot. 1882, Bd. 13, p. 638. — Weitere Thatsachen bei Göbel, Organographie 1898 u. s. w.

2) Einige Beispiele bei Wichura, Flora 1852, p. 39; Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 201. Ausserdem sind Thatsachen in den Lehrbüchern zu finden. — Ueber Zwangsdrehungen vgl. H. de Vries, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 23, p. 13; Dingler, Flora 1897, Ergzbd. p. 289. — Ueber aitiogene Torsionen bei Orientirungsbewegungen der Blätter und Blüthen siehe II, § 131, 132.

3) H. Beyer, Die spontane Bewegung d. Staubgefässe u. Stempel 1888; A. Hansgirg 1893, l. c. und die an diesen Stellen cit. Lit. — Die ältere Lit. z. B. bei A. P. de Candolle, Pflanzenphysiol. 1835, Bd. 2, p. 71. [A. Schulz, l. c. 1902.] — Vgl. auch II, p. 391.

4) Lit. bei Meyen, Pflanzenphysiolog. 1839, Bd. 3, p. 553.

5) L. Palm, Ueber das Winden d. Pflanzen 1827, p. 16.

Mohl[1]), die der Ranken durch Dutrochet[2]) studirt. Nachdem in der Folge eine grosse Zahl von auffälligen periodischen und ephemeren Bewegungen bekannt geworden war, zeigte Ch. Darwin[3]), dass alle wachsenden Organe autogene, periodische Nutationsbewegungen ausführen, die in vielen Fällen freilich erst bei Anwendung einer Vergrösserung sichtbar werden. Diese geringfügigen periodischen Bewegungen kennzeichnen eine Fähigkeit, die offenbar erst bei weiterer Ausbildung und Anpassung eine wesentliche ökologische Bedeutung gewinnt. Das gilt in Bezug auf die ansehnliche Circumnutation der Schlingpflanzen und Ranken, deren Eigenheiten in dem nächsten Abschnitt besprochen werden. Ferner dürften die sehr ansehnlichen Krümmungsnutationen der Ausläufer (Darwin, l. c. p. 188) es diesen erleichtern, ihren Weg zwischen den in die Erde gesteckten Stäben, überhaupt zwischen Hindernissen zu finden. Da dieser Erfolg aber auch schon durch das mechanische Ausbiegen der fortwachsenden Organe[4]), durch aitiogene Reizungen etc. erreicht werden kann, so ist es begreiflich, dass sich die Wurzeln auf das beste zwischen den ihnen im Boden entgegentretenden Hindernissen hindurcharbeiten, obgleich ihnen der Regel nach nur eine geringe autonome Oscillation zukommt. Dagegen dienen die sehr ausgebildeten periodischen Krümmungen den Zygnemaceen offenbar zur Fortbewegung, zum Hervorarbeiten aus dem Schlamm u. s. w. Welche Bedeutung die periodischen Variationsbewegungen haben, ist nicht bekannt, denn dass die Hauptaufgabe dieser Bewegungen, wie Stahl[5]) annimmt, darin besteht, die Transpiration zu befördern, ist selbst für die schnellen Variationsbewegungen unwahrscheinlich.

Die ansehnlichen Bewegungen der Blättchen von Desmodium gyrans, der Schlingpflanzen u. s. w. dürften wohl immer als autonome Bewegungen angesehen worden sein, obgleich früher die autonomen und aitionomen Bewegungen nicht bestimmt auseinandergehalten wurden. Das geschah aber durch Dutrochet[6]), der die Bedeutung der äusseren Factoren für Wachsthums- und Bewegungsvorgänge in principieller Hinsicht richtig auffasste. In jedem Einzelfall muss natürlich empirisch entschieden werden, ob eine autogene oder aitiogene Bewegung vorliegt. Bei der näheren Interpretation ist aber zumeist übersehen, dass wir eine Bewegung mit vollem Rechte auch dann zu den autonomen Processen rechnen dürfen, wenn durch die autogene Thätigkeit ein äusseres Agens zu directiven Zwecken nutzbar gemacht wird (vgl. II, § 80).

Methodisches. Eine Projection der von der Spitze beschriebenen Curve erhält man, indem man über dem Objecte eine halbkugelige Glasschale oder auch eine ebene Glasplatte aufstellt und auf diesen die Lage der Spitze von Zeit zu Zeit mit Tuschpunkten markirt[7]). Auch lassen sich die Daten für den näheren Verlauf der Bewegung durch photographische Aufnahmen in ein oder zwei Ebenen gewinnen[8]). Geringfügige Bewegungen werden am besten mit Hilfe des

---

1) H. Mohl, Ueber den Bau u. d. Winden d. Ranken- u. Schlingpflanzen 1827, p. 105, 112.

2) M. H. Dutrochet, Annal. d. scienc. naturell. 1844, III. sér., Bd. 12, p. 156.

3) Ch. Darwin, Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen, übers. von Carus 1881. Vgl. II, p. 380. Dass man aber nicht berechtigt ist, alle Reizbewegungen als modificirte Circumnutationen anzusehen, ist II, p. 369 hervorgehoben.

4) Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistungen 1893, p. 362.

5) Stahl, Bot. Ztg. 1897, p. 98.

6) Siehe Bd. II, p. 86. Vgl. auch Sachs, Flora 1863, p. 449.

7) Ch. Darwin, Kletternde Pflanzen 1876, p. 86.

8) M. Dewèvre et E. Bordage, Revue générale d. Botan. 1892, Bd. 4, p. 65.

Mikroskopes verfolgt, das z. B. über dem Objecte so aufgestellt wird, dass man eine jede Ausbiegung an dem Netzmikrometer ablesen kann[1]. Da durch das Ankleben eines Glasfadens etc. sehr leicht Wachsthumsstörungen hervorgerufen werden (II, p. 21), so ist diese von Ch. Darwin angewandte Methode nicht einwurfsfrei. Wie Darwin im näheren verfuhr, um mit Hilfe von Visirlinien die Bewegung der Spitze in vergrösserter Form aufzuzeichnen, mag in den Arbeiten dieses Forschers nachgesehen werden[2].

§ 80. Die inneren und äusseren Ursachen der autonomen Bewegungen.

Mit der Bezeichnung autonom (autogen, spontan) soll, wie früher (II, p. 161) betont wurde, nur gesagt sein, dass der Verlauf der physiologischen Processe nicht durch eine Veränderung in den äusseren Bedingungen, sondern durch eine selbstthätige Modification der inneren Factoren verursacht wird. Infolge der autogenen Verschiebung der physiologischen Bestrebungen und Eigenschaften wird indess zugleich die unerlässliche Wechselwirkung mit der Aussenwelt modificirt, die ja stets durch die jeweiligen Eigenschaften des Organismus (des Organes, der Zelle) regulirt und bestimmt wird (II, Kap. VII). Derartige Wechselbeziehungen werden aber z. B. nicht nur dadurch angezeigt, dass die autogene Erhöhung der Wachsthumsthätigkeit eine Steigerung des Bezugs von Nährstoffen u. s. w. aus der (constanten) Umgebung zur Folge hat, sondern auch dadurch, dass der Organismus durch die selbstthätige Veränderung seines Reactionsvermögens äussere Factoren zur Auslösung und zur Ausführung von formativen oder von Bewegungs-Reactionen nutzbar macht (II, p. 161). Das geschieht u. a., wenn die selbstthätige Ueberführung des positiv geotropischen Reactionsvermögens in ein negativ geotropisches eine Krümmungsbewegung veranlasst, durch welche das Organ in die den veränderten inneren Bedingungen entsprechende geotropische Gleichgewichtslage gebracht wird. In einem analogen Sinne werden aber nicht nur einseitige, sondern auch diffuse Reize im Dienste des selbstregulatorisch arbeitenden Organismus verwandt, wenn auch die Beziehungen nicht immer so einfach und durchsichtig sind, wie in dem obigen Beispiel. Thatsächlich kann z. B. durch die autogene Schaffung einer anisonastischen Eigenschaft (II, p. 83) eine Krümmungsbewegung unter Mitbetheiligung der äusseren Factoren veranlasst werden. Diese Krümmungsbewegung ergiebt sich unter anderem als die Folge eines Temperaturreizes, wenn das Temperaturbedürfniss (die Temperaturcurve) zweier antagonistischer Gewebe selbstthätig so verschoben wird, dass diese Gewebe bei derselben (constanten) Temperatur nicht mehr, wie bisher, gleich schnell, sondern ungleich schnell wachsen.

In jedem Falle hat die Forschung zunächst festzustellen, ob eine Bewegung bei voller Constanz einer bestimmten Combination von Aussenbedingungen zu Stande kommt, also in unserem Sinne autogen ist, oder ob ein aitiogener Vorgang vorliegt (II, p. 161). Bei der weiteren causalen Aufhellung einer autogenen

---

1) C. Fritzsche, Ueber die Beeinflussung d. Circumnutation durch verschiedene Factoren 1899, p. 6.

2) Ch. Darwin, Bewegungsvermögen 1881, p. 5; Wiesner, Bewegungsvermögen 1881, p. 158.

Bewegung wird dann zu entscheiden sein, ob ein äusserer Factor in der besagten Weise zu directiven Zwecken nutzbar gemacht wird, oder ob der Reizanstoss nur durch innere Factoren vermittelt wird. Auch in dem zuerst genannten Falle sind wir voll berechtigt, von einer autonomen Bewegung zu reden, da die primäre Ursache in einer selbstthätigen (autogenen), inneren physiologischen Veränderung liegt, die immer nur dann zu einer sichtbaren Bewegung führt, wenn die nothwendigen Aussenbedingungen vorhanden sind, zu denen unter Umständen auch ein einseitig wirkendes (constantes) Agens gehört[1]. Andererseits ist es erlaubt, in erster Linie den äusseren Factor und den Reactionserfolg in das Auge zu fassen und demgemäss die autogene Herstellung einer geotropischen etc. Reizung in Verbindung mit den tropistischen Bewegungen zu behandeln, die ja sämmtlich bestimmte physiologische Eigenschaften voraussetzten und durch diese bestimmt werden. In der That ist es für unsere Zwecke vortheilhafter, fernerhin (Kap. XIII) gemeinsam die Bedeutung der autogenen und aitiogenen Stimmungsänderung für die tropistischen Vorgänge zu besprechen. Jedoch muss hier die autogene Benutzung von Aussenfactoren zu directiven Zwecken schon desshalb berücksichtigt werden, weil es sich darum handelt, zu zeigen, dass auf diese Weise zwar gewisse, aber nicht alle spontanen Bewegungen erzielt werden.

Das Gesagte gilt ebensowohl für eine einmalige, wie für eine periodische Bewegung, die in jedem Falle eine selbstregulatorische Wiederholung der maassgebenden Constellationen voraussetzt[2]. Auch ohne eine nähere causale Einsicht in diese Processe ist es doch im allgemeinen begreiflich, dass durch das selbstregulatorische Walten (im speciellen durch die physiologischen Reactionen und Gegenreactionen u. s. w.) in der Pflanze ebensogut autonome periodische Bewegungen erzeugt werden können wie im Thiere (z. B. die Athembewegungen, die Herzbewegungen u. s. w.). Thatsächlich ist ja bei allen organischen Wesen schon die individuelle Entwickelungsbewegung eine rhythmische Wiederholung der Processe, welche die Ahnen durchliefen (II, p. 247). Uebrigens sind z. B. der rhythmische Gang der Uhr, die Schwingungen des Hammers im Inductionsapparat Beispiele für autogene periodische Bewegungen, die (Betriebsenergie vorausgesetzt) unter constanten Aussenbedingungen selbstthätig in Mechanismen erzeugt und unterhalten werden. In dem letztgenannten Falle ist zugleich eine bestimmt gerichtete Aussenwirkung betheiligt, wenn bei der selbstthätigen Unterbrechung des elektrischen Stromes der magnetisch angezogene Hammer durch das eigene Gewicht (durch die Schwerkraftwirkung) zurückfällt, während das Zurückspringen des Hammers allein durch die inneren Eigenschaften des Apparates bedingt ist, wenn es durch die Spannung einer Feder bewirkt wird.

Aus den allgemeinen Erfahrungen über den Verlauf der Bewegungen lässt sich übrigens entnehmen, dass die zu Grunde liegenden regulatorischen Processe, in

---

1) Werden aber durch die Stoffwechselthätigkeit des Organismus (Secrete etc.), durch das Hineinwachsen eines Organs in ein anderes Medium u. s. w. die Aussenbedingungen verändert, so sind die auf solche Weise veranlassten Bewegungen natürlich aitiogene Reactionen. (Vgl. Bd. II, p. 248).

2) Ueber die Erzeugung rhythmischer Bewegungen durch periodische Veränderungen in den Aussenbedingungen vgl. Bd. II, p. 248 und Fr. Darwin u. D. Pertz, Annals of Botany 1892, Bd. 6, p. 245.

einem analogen Sinne wie bei der Ontogonese, selbstthätig in den einzelnen Organen, also nur in einer mittelbaren Abhängigkeit von dem Ganzen, geschaffen und gelenkt werden. Denn das folgt daraus, dass die gleichnamigen und ungleichnamigen Organe derselben Pflanze gleichzeitig in verschiedenen Bewegungsphasen gefunden werden, dass sich z. B. sogar die Blättchen eines Blattes von Oxalis, Trifolium u. s. w. in entgegengesetzter Richtung bewegen können. Diese Thatsachen liefern einen weitern Beweis, dass diese Bewegungen nicht durch den Wechsel der Aussenbedingungen hervorgerufen werden, da diese im allgemeinen eine gleichgerichtete Reaction verursachen würden. Jedoch ist zu beachten, dass die Nachwirkungen einer aitiogenen Reaction eine gewisse Zeit fortdauern können, und dass es wenigstens in gewissen Fällen schwer ist, zu entscheiden, ob eine aitiogene oder eine autogene Bewegung vorliegt (vgl. z. B. II, p. 255, 271). Greifen beide zusammen, wie es unter den normalen Vegetationsbedingungen die Regel ist, so wird natürlich eine resultirende Bewegung erzielt (II, § 77), in der je nach Umständen die autogene oder die aitiogene Thätigkeit in den Vordergrund tritt[1]).

Nach den obigen Auseinandersetzungen können äussere Factoren durch die autogene Thätigkeit in verschiedener Weise zu directiven Zwecken nutzbar gemacht werden, jedoch ist bis dahin nur die Ausnutzung tropistischer (einseitiger) Reizwirkungen näher beachtet und verfolgt worden. Thatsächlich wird vielfach durch eine selbstthätige Aenderung des geotropischen, heliotropischen u. s. w. Reactionsvermögens eine Bewegung ausgelöst, durch die ein Organ in eine neue Gleichgewichtslage geführt wird. Alle die weiterhin (II, § 121, 122) mitzutheilenden Erfahrungen über die autogene Veränderung der bezüglichen Reizstimmungen sind also zugleich Beispiele für spontane Bewegungen, die bei Constanz der Aussenbedingungen eintreten. Da speciell die Schwerkraft constant in derselben Richtung und mit derselben Intensität wirksam ist, so lässt sich nur durch eine Lagenänderung der Pflanze, und insbesondere nach Eliminirung der einseitigen Schwerkraftwirkung durch dauernde Drehung am Klinostaten (II, § 111), entscheiden, ob die Reizwirkung der Schwerkraft eine Rolle spielt. In dieser Weise ist aber nur ein Theil derjenigen Bewegungsvorgänge geprüft, die in der feststehenden Pflanze bei Constanz aller übrigen Aussenbedingungen fortdauern, also in unserem Sinne autonom sind. Jedoch geht aus den bereits sichergestellten Thatsachen genugsam hervor, dass ein Schwerkraftreiz zwar bei dem Zustandekommen vieler, aber nicht aller autogenen (ephemeren und periodischen) Bewegungen betheiligt ist.

Ist ein Factor, wie z. B. das Licht, dauernd nach Richtung und Intensität veränderlich, so lassen häufig schon die Beobachtungen in der Natur erkennen, ob eine bestimmte Bewegung von einem solchen Factor abhängig ist. Indess wird erst bei Anwendung einer continuirlichen, constanten und dauernd gleichgerichteten Beleuchtung klar hervortreten, ob etwa die tropistische Reizwirkung des Lichtes zur Hervorrufung einer autogenen Bewegung benutzt wird. Thatsächlich treten auch unter diesen Bedingungen alle diejenigen Bewegungen ein, die durch einen autogenen phototropischen Stimmungswechsel bedingt sind

---

1) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 153, 35. Vgl. diesen Bd. II, § 101, 102.

(II, § 112). Dass auch auf diese Weise eine periodische Bewegung verursacht werden kann, wird besonders anschaulich durch Schwärmzellen demonstrirt, die bei einer constanten, einseitigen Beleuchtung fortwährend hin- und herwandern, weil sie in Folge des autogenen Stimmungswechsels abwechselnd eine positiv und eine negativ phototactische Bewegung ausführen (II, § 145). Eine analoge Erscheinung wird übrigens in manchen Fällen bei der chemotactischen Bewegung schwärmender Organismen beobachtet (II, § 149—151).

Im Folgenden wird aber nur in Bezug auf die Schwerkraft die verschiedene Ausnutzung zu autogenen Krümmungsbewegungen durch einige Beispiele erläutert. So werden z. B. die Bewegungen der Blüthenstiele und Fruchtstiele von Papaver, Tussilago und verschiedenen anderen Pflanzen durch den geotropischen Stimmungswechsel verursacht, während unter anderem die autogenen Bewegungen der Blüthenstiele von Asphodelus luteus, der Blüthenschäfte von Allium controversum augenscheinlich ohne Benutzung einer (äusseren) tropistischen Reizung zu Stande kommen[1]). Dasselbe gilt offenbar auch für viele Sexualorgane. Jedoch werden die autogenen Bewegungen der Staubgefässe, bezw. der Pistille von Dictamnus, Aesculus, Epilobium angustifolium u. s. w. durch den geotropischen Stimmungswechsel verursacht[2]). Ferner treten die Krümmungen des hypocotylen Gliedes der Keimpflanze von Helianthus u. s. w., des epicotylen Gliedes der Keimpflanze von Faba, Pisum etc. auch am Klinostaten ein[3]). Dagegen soll die Einkrümmung der Sprossspitze von Ampelopsis und verschiedener anderer Pflanzen auf einer geotropischen Reaction[4]), die Ausgleichung der Krümmung in den etwas älteren Theilen also auf einem geotropischen Stimmungswechsel in Verbindung mit dem autogenen Orthotropismus (II, § 119) beruhen.

Wenn nicht in allen Fällen klare und unzweideutige Resultate erhalten werden, so ist das nicht überraschend, da die Krümmungsbewegungen sicherlich vielfach durch die gleichzeitige Benutzung von inneren und äusseren Reizanstössen hervorgerufen und demgemäss bei Eliminirung der einseitigen Schwer-

1) Vöchting, Bewegungen d. Blüthen u. Früchte 1882, p. 192; M. Scholtz, Cohn's Beiträge z. Biolog. 1893, Bd. 6, p. 306; A. Hansgirg, Photodynamisch. Untersuchung. 1889, p. 250 (Sep. a. Sitzungsb. d. böhm. Gesellsch. d. Wissensch.); Physiolog. u. Phycophytolog. Untersuchung 1893, Neue Untersuchung. über d. Gamo- u. Karpotropismus 1896. (Sep. a. Sitzungsb. d. böhm. Gesellsch. d. Wissenschaft.) — Nach Vöchting (l. c. p. 137) beruht das Nicken der Blüthenstiele von Viola auf Geotropismus, während dieser nach Schwendener u. Krabbe (Gesammelt. Abhandl. von Schwendener 1892, Bd. 2, p. 336) hierbei keine Rolle spielt.

2) J. Dufour, Archiv d. scienc. physiqu. et naturell. 1885, III. Period., Bd. 14, p. 418; Vöchting, Jahrb. f. wiss. Bot. 1886, Bd. 17, p. 340; J. af Klercker, Die Bewegungserschein. b. ährenständigen Veronica-Blüthen 1892 (Sep. a. Bihang till. Svenska Vet.-Akad. Handlingar Bd. 18).

3) Vöchting, Bewegungen d. Blüthen u. Früchte 1882, p. 186; Ch. Darwin, Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 72, 229, 475; Sachs, Arbeit. d. botan. Instit. in Würzburg 1873, Bd. I, p. 403; Lehrbuch III. Aufl. p. 75. Dass diese und andere Krümmungen nicht, wie Wiesner (Bewegungsvermögen 1881, p. 149) für verschiedene Fälle annimmt, durch die eigene Last verursacht werden, ist von Vöchting, l. c. und Scholtz, Cohn's Beitr. z. Biologie 1892, Bd. 5, p. 400 gezeigt worden. Vgl. auch Rothert, Cohn's Beiträge z. Biologie 1896, Bd. 7, p. 141 und diesen Bd. II, § 128.

4) Scholtz, l. c. 1892, p. 401.

kraftwirkung nur partiell ausgeglichen werden. Bei Aufenthalt am Klinostaten wird übrigens schon durch den Verlauf der Entwickelung demonstrirt, dass die mannigfachsten ephemeren Bewegungen ohne einen dirigirenden Schwerkraftreiz ausgeführt werden. Ohne einen solchen Reiz entstehen offenbar auch die Torsionen im Internodium von Chara, im Peristom von Barbula u. s. w. (II, p. 386). Ob es sich ebenso mit dem Winden und dem Geradestrecken des Blüthenstieles von Vallisneria etc. verhält, muss empirisch entschieden werden.

Die Variationsbewegungen sind zwar in Bezug auf die hier behandelte Frage nicht näher untersucht, doch scheinen die ansehnlichen Bewegungen der Seitenblättchen von Desmodium gyrans, der Blättchen von Trifolium, des Gynostemiums von Stylidium (II, p. 384) ohne die directive Wirkung der Schwerkraft zu Stande zu kommen. Gleiches gilt für die Schwingungen der Cilien, die ja ausgeführt werden, obgleich mit der locomotorischen Bewegung des Schwärmers eine Drehung um die eigene Längsachse und somit die Eliminirung der einseitigen Wirkung der Schwerkraft verknüpft ist. Bei einer solchen Eliminirung mit Hilfe des Klinostaten werden ferner, ebenso wie die Wachsthumsstösse (II, p. 20), auch die geringfügigen Krümmungsnutationen fortgesetzt, die sich bei allen wachsenden Organen finden[1]). Dagegen werden unter diesen Bedingungen die typischen Circumnutationen der Sprosse der Schlingpflanzen[2]), der Ranken[3]), der Stolonen von Mucor stolonifer[4]) bald oder nach einiger Zeit eingestellt, so dass diese Organe bei fortdauernder Drehung des Klinostaten, ebenso wie andere Pflanzen, nur geringe und unregelmässige Krümmungsnutationen ausführen.

Wenn man eine Schlingpflanze in horizontaler Lage um die eigene Achse dreht, so wird, wie Baranetzki (l. c.) nachwies, allmählich die Krümmung des wachsthumsthätigen Sprossgipfels ausgeglichen und Hand in Hand damit die Circumnutation eingestellt. Die Einkrümmung, sowie die rotirende Nutation werden also durch die Ausbildung und die Ausnutzung einer geotropischen Reactionsfähigkeit erzielt, und zwar muss sich diese durch die Thätigkeit der Pflanzen fortwährend derart ändern (den Spross umwandern), dass der Spross successive (und periodisch) nach allen Richtungen der Windrose ausgebogen, also in circumnutirende Bewegung gesetzt wird (II, p. 382). Jedenfalls ist also diese Bewegung durch eine besondere autogene Veränderung der Eigenschaften (des Reactionsvermögens) bedingt, die nur bestimmten Pflanzen zukommt. Denn wenn die Sprosse einer anderen Pflanze durch eine geotropische Reaction oder gewaltsam durch Beugung und Belastung[5]) in eine klinotrope Lage gebracht werden, so

---

1) C. Fritzsche, Ueber d. Beeinflussung d. Circumnutation durch verschiedene Factoren 1899, p. 16.

2) J. Baranetzki, Die kreisförmige Nutation u. d. Winden d. Stengel 1883, p. 24; H. Ambronn, Mechanik d. Windens 1884, Th. 1, p. 6; Wortmann, Bot. Ztg. 1886, p. 314. Vgl. II, § 84.

3) Wortmann, Bot. Ztg. 1887, p. 86, 97. — Schon Ch. Darwin (Kletternde Pflanzen 1876, p. 101) beobachtete an Echinocystis lobata, dass die rotirende Nutation an einer vertikal abwärts gerichteten Ranke beinahe aufhörte, aber wieder begann, sobald die Ranke in eine horizontale Lage zurückgekehrt war.

4) C. Fritzsche, l. c. p. 21.

5) Fritzsche, l. c. p. 20. — Jedoch beginnen nach Baranetzki (l. c. p. 14) die zuvor vertikalen Stengel von Schlingpflanzen zu circumnutiren, wenn sie gewaltsam in eine klinotrope Lage gebracht werden.

werden sie dadurch nicht zu auffälligen Nutationen veranlasst, die hinwiederum nicht in einer rotirenden, sondern in einer pendelartigen Bewegung bestehen, wenn sich die autogene Stimmungsänderung nur in zwei opponirten Flanken vollzieht. Ohne einen solchen Stimmungswechsel lässt sich aber natürlich auch eine circumnutirende Bewegung hervorrufen, wenn man eine Pflanze in horizontaler Lage genügend langsam am Klinostaten dreht. Denn als Resultante aus der geotropischen Reizung, die den Stengel oder die Wurzel veranlasst sich successive nach allen Seiten zu krümmen, und dem Autoorthotropismus, durch den (wie bei einer jeden Sistirung des tropistischen Reizes) die Wiederausgleichung der jeweiligen Krümmung angestrebt wird, ergiebt sich, dass das so reagirende Organ gekrümmt bleibt und eine rotirende Bewegung ausführt. Da es hierbei nur auf den entsprechend geregelten Wechsel der tropistischen Reizung ankommt, so wird ein analoger Effect auch erzielt, wenn man eine Lichtquelle langsam um den feststehenden Spross herumführt und hierdurch diesen veranlasst, sich successive nach allen Himmelsrichtungen heliotropisch zu krümmen.

Im näheren ist aber nicht einmal entschieden, ob dieser autogene Stimmungswechsel sich auch dann abspielt, wenn die Pflanze am Klinostaten gedreht wird und demgemäss die geotropische Reizung (Reaction) vermieden ist, oder ob erst durch die Realisirung der geotropischen Krümmung (durch die klinotrope Lage) die Bedingungen für den specifischen Verlauf des Stimmungswechsels und somit für die Circumnutation ganz oder theilweise geschaffen werden. Beispiele dafür, dass die Reizstimmung durch die einseitige Wirkung der Schwerkraft beeinflusst wird, werden wir späterhin kennen lernen (II, § 102). An dieser Stelle sei nur die interessante Thatsache erwähnt, dass der Spross von Cuscuta am Klinostaten nicht nur die circumnutirende Bewegung einstellt, sondern auch die Reizbarkeit durch Contact verliert[1]). Eine bestimmte Schlussfolgerung in Bezug auf die angedeuteten Fragen ist aber z. B. nicht aus der Erfahrung zu ziehen, dass in manchen Fällen selbstthätig eine Umkehrung der Nutationsrichtung eintritt (II, p. 382), und dass manche Pflanzen nur unter bestimmten Bedingungen circumnutiren. Denn wenn z. B. eine lebhafte rotirende Nutation nur bei den etiolirten Pflanzen von Tropaeolum majus, Polygonum Fagopyrum etc.[2]) zu finden ist, so bleibt schon fraglich, ob der Erfolg durch die Erhöhung der Actionsfähigkeit der minder dickwandigen etiolirten Gewebe oder durch eine Modification derjenigen autogenen Processe erzielt wird, durch welche die Circumnutation veranlasst und dirigirt wird.

Wir müssen uns hier darauf beschränken, das Wesen der Sache anzudeuten. Bemerkt sei nur, dass ein kürzerer, freier Sprosstheil der Windepflanzen kräftig genug ist, um sich selbst zu tragen, dass also die klinotrope Stellung durch eine active geotropische Reaction herbeigeführt wird[3]), zu der bei grösserer Länge des freien Sprosstheiles das Herabziehen durch die eigene Last hinzukommt (II, § 128)[4]). Die Geradestreckung des Sprosses am Klinostaten beweist aber, dass die reale Krümmung aus dem Zusammenwirken von Klinogeotropismus und Autoorthotropismus

---

1) G. J. Peirce, Annals of Botany 1894, Bd. 8, p. 86, 116. Vgl. II, § 121, 122. — Die typischen Ranken sind indess nach längerer Drehung am Klinostaten durch Contact reizbar.

2) Noll, Bot. Ztg. 1885, p. 664. — Vgl. auch M. Scholtz, Cohn's Beitr. zur Biologie 1892, Bd. 5, p. 393.

3) Baranetzki, l. c. p. 19, 48, und andere Autoren.

4) Da das statische Moment gegen die Spitze abnimmt, so wird sich der mechanisch herabgezogene Spross an der Spitze geotropisch erheben und somit mehr oder minder eine S-förmige Gestalt annehmen (vgl. II, § 128).

resultirt (II, § 119). Für den näheren Verlauf der rotirenden Bewegung kommen indess noch verschiedene andere Factoren in Betracht, und es ist desshalb begreiflich, dass von dem Sprosse im allgemeinen eine unregelmässige Curve beschrieben wird (vgl. II, p. 381). Auf einige Eigenheiten werden wir fernerhin bei der Behandlung des Windens zu sprechen kommen (II, § 84, 85).

§ 81. Beeinflussung durch den Wechsel der Aussenbedingungen.

In einem analogen Sinne wie die Gesammtthätigkeit und die Entwickelungsbewegungen werden auch die hier behandelten autonomen Bewegungen durch die Aussenbedingungen beeinflusst. Je nach dem Ausmaass der Temperatur, des Wassergehalts etc. gehen also die autonomen Bewegungen schneller oder langsamer von statten. Auch ist bereits (II, § 80) dargethan, dass es für die Bewegungsthätigkeit von wesentlicher Bedeutung sein kann, ob bei voller Constanz der Aussenbedingungen eine einseitige oder diffuse Einwirkung von Schwerkraft, Licht u. s. w. geboten ist.

Bei einem Wechsel der Aussenbedingungen combiniren sich natürlich die aitiogenen Reactionen mit den autonomen Bewegungen, und oft dauert es längere Zeit, bis die Störung überwunden, und der den neuen (constanten) Bedingungen entsprechende Gleichgewichtszustand hergestellt ist. Beachtet man ferner, dass durch allgemeine oder lokale Eingriffe und die von diesen ausgehenden correlativen Wirkungen (II, § 45) bestimmte Thätigkeiten erst erweckt oder modificirt werden, so leuchtet ein, dass sich in vielen Fällen eine scharfe Grenze zwischen autogenen und aitiogenen Bewegungen nicht ziehen lässt. Bei der Mannigfaltigkeit der Beziehungen lassen sich auch keine allgemein giltigen Regeln aufstellen. Die Erfahrung lehrt denn auch, dass in manchen Fällen, z. B. mit der Erhöhung der Wachsthumsthätigkeit, überhaupt mit der Steigerung der Inanspruchnahme, die autogenen Krümmungsbewegungen vermindert[1]), in anderen Fällen aber gesteigert werden. Vielfach scheint allerdings bei ernstlichen inneren Störungen die autonome Bewegungsthätigkeit, ebenso wie die Gesammtthätigkeit, unregelmässiger zu werden, und nicht selten wird unter diesen Umständen die autonome Krümmungsthätigkeit erhöht, wenn sie zuvor geringfügig war.

Es ist indess nicht geboten auf Einzelheiten einzugehen, und wir beschränken uns in Folgendem mit dem Hinweis auf einige allgemeine Beziehungen zwischen den Aussenbedingungen und der autogenen Bewegungsthätigkeit.

Ein gewisses Ausmaass der Temperatur ist, wie für alle Wachsthums- und Bewegungsvorgänge, auch für die autogene Bewegungsthätigkeit erforderlich. Im allgemeinen werden also bei einer bestimmten (optimalen) Temperatur die Bewegungen am schnellsten vor sich gehen, wie bereits in Bezug auf die Seitenblättchen von Desmodium gyrans erwähnt (II, p. 384) und ausserdem für verschiedene andere Fälle constatirt wurde. So wurde in Versuchen Dutrochet's[2])

---

1) Nach Askenasy (Ber. d. bot. Gesellsch. 1890, p. 77) nehmen an der Wurzel die Krümmungsnutationen mit der Beschleunigung des Wachsens ab. Indess wurden z. B. von Fritzsche (l. c.) auch entgegengesetzte Resultate erhalten.

2) Dutrochet, Annal. d. scienc. naturell. 1843, III. sér., Bd. 20, p. 312. — E. Simons und R. E. B. Mac Kenney, Bot. Jahrb. 1898, I, p. 594.

von der Ranke der Erbse ein Umlauf bei 5—6 C. in 9—11 Stunden, bei 24 C. in 1 St. 20 Min. ausgeführt. Ferner stellen nach Darwin[1]) die Internodien und Ranken von Eccremocarpus scaber die auffällige Circumnutation in einem Kalthaus ein, in welchem sie noch in die Länge wachsen. Analoges beobachtete Fritzsche[2]) an Keimstengeln etc., bei denen mit der Erhöhung der infraoptimalen Temperatur die Schnelligkeit und die Amplitude der an sich geringen Krümmungsbewegungen gesteigert wird. Es ist indess wohl möglich, dass in anderen Fällen mit der Erhöhung der Temperatur die Schnelligkeit der Bewegung zunimmt, die Amplitude aber abnimmt. Ein solcher Erfolg wurde in der That von Ch. Darwin[3]) mit den Blättchen von Averrhoa bilimbi etc. in Versuchen erhalten, die allerdings nicht als beweiskräftig angesehen werden können.

Beleuchtung und Verdunkelung üben auf die autonomen Bewegungen, ebenso wie auf die Zuwachsbewegung (II, § 20 ff.), einen verschiedenen Einfluss aus, je nachdem der Erfolg einer kurzen oder längeren Verdunkelung in das Auge gefasst wird. Zumeist scheinen aber die autonomen Variations-[4]) und Nutationsbewegungen[5]) nach der Lichtentziehung bei der phototonischen Pflanze in ähnlicher Weise wie zuvor fortgesetzt zu werden. Bei dauernder Lichtentziehung werden die Variationsbewegungen allmählich verlangsamt, bis endlich mit der Dunkelstarre ein Stillstand eintritt[6]). So lange aber ein Organ wächst, führt es auch im Dunkeln Nutationsbewegungen aus, die bei gewissen Pflanzen vergrössert, bei anderen vermindert werden. So stellt sich, wie wir schon hörten (II, p. 393), bei den etiolirten Pflanzen von Tropaeolum, Polygonum etc. eine ansehnliche Circumnutation ein, während diese nach Duchartre[7]) in den etiolirten Sprossen von Dioscorea Batatas und Mandevillea suaveolens so stark vermindert ist, dass diese Pflanzen nicht mehr winden können. Dagegen wird z. B. bei den etiolirten Sprossen von Phaseolus und Ipomoea purpurea eine lebhafte Cir-

---

1) Ch. Darwin, Kletternde Pflanzen 1876, p. 79. Ebenda p. 56 für Solanum jasminoides.

2) C. Fritzsche, Die Beeinflussung d. Circumnutation durch verschiedene Factoren 1899, p. 23.

3) Ch. Darwin, Das Bewegungsvermögen etc. 1881, p. 283. — Eine schnelle Oscillationsbewegung wird nach Asa Gray und Loomis (cit. bei Darwin 1876, l. c. p. 32; 1881, l. c. p. 90) bei den Blättchen des Wedels von Asplenium trichomanes hervorgerufen. Es ist dieses indess, wie Fritzsche (l. c. p. 15) zeigte, eine Folge der Erwärmung und der hierdurch gesteigerten Transpiration, die mit der Lageänderung des Blättchens sich fortwährend ändert.

4) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 155.

5) Ch. Darwin, Kletternde Pflanzen 1876, p. 32; Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 90 (Schlingpflanzen); C. Fritzsche, l. c. p. 14 (Keimpflanzen u. s. w.). M. Dewèvre et E. Bordage, Revue générale d. Botan. 1892, Bd. 4, p. 73 (farbiges Licht). — Nach Rothert (Cohn's Beiträge z. Biologie 1894, Bd. 26) nutiren die Cotyledonen von Avena, Phalaris u. s. w. im Dunkeln etwas stärker.

6) Pfeffer, l. c. p. 155. Vgl. dieses Buch II, § 105 — [Nach A. Maige (Annal. d. scienc. naturell. 1900, VIII sér., Bd. 11, p. 331) werden durch intensives Licht die Bewegungen vermindert.]

7) Duchartre, Compt. rend. 1865, Bd. 61, p. 1142. Bei diesen Pflanzen unterbleibt im Dunklen auch die Torsion. — Die am Licht erzogenen Stengel von Dioscorea winden auch im Dunkeln, nach de Vries, Arbeit d. Botan. Instituts in Würzburg 1873. Bd. 1, p. 328.

cumnutation und die volle Befähigung zum Winden gefunden[1]). Voraussichtlich werden mit der Zeit weitere Beispiele für eine specifische Beeinflussung der autonomen Bewegungen durch eine vorübergehende oder dauernde Verdunkelung bekannt werden. Es ist auch sehr wahrscheinlich, dass in gewissen Fällen mit der Veränderung der photonastischen Gleichgewichtslage (II, § 96—104) eine Modification der autonomen Bewegungsthätigkeit verknüpft ist[2]). An dieser Stelle wollen wir indess nicht auf die Bedeutung der photonastischen und heliotropischen Bewegungen und ebenso nicht auf die schon (II, p. 390) erwähnte Ausnutzung der einseitigen Beleuchtung zur Erzielung autonomer Bewegungen eingehen.

Ebenso haben wir nicht die Beeinflussung der autogenen Krümmungsbewegungen durch den Turgescenzzustand, durch den Nahrungsmangel, durch chemische Reize u. s. w.[3]) zu besprechen, durch die ja die Thätigkeit der Pflanze in verschiedener Weise modificirt wird (vgl. II, Kap. VI). Als Erfolg einer chemischen Reizung ist es auch anzusehen, dass nach Ch. Darwin[4]) durch die Aufnahme von etwas Ammoncarbonat in den Blattlappen von Dionaea muscipula und in den Blatttentakeln von Drosera eine lebhafte, oscillirende Bewegung angeregt wird. Der Einfluss von Erschütterungen auf Gewebespannung und Wachsthum (II, p. 152) lässt es begreiflich erscheinen, dass bei manchen Schlingpflanzen das Schütteln eine partielle Aufrichtung des circumnutirenden Sprosses veranlasst[5]). Mit den Erfahrungen über den Einfluss von Verletzungen auf das Wachsthum (II, p. 158) steht es im Einklang, dass bei einer mässigen Verletzung durch Einstechen oder Einschneiden in Sprosse und Wurzeln die Krümmungsthätigkeit des Organes nicht erheblich alterirt wird[6]). Dasselbe ist sogar der Fall, wenn die Wurzelspitze so decapitirt wird, dass keine traumatische Krümmung ausgelöst wird[7]). Da auch eine ansehnliche Verletzung des Wurzelsystems die Krümmungsnutationen der Sprosse nicht erheblich beeinflusst (II,

---

1) H. Mohl, Ranken u. Schlingpflanzen 1827, p. 122, 150; Sachs, Botan. Ztg. 1865, p. 119; Fritzsche, l. c.

2) Nach Heckel (Du mouvement végétal 1875, p. 551) sind die Bewegungen der Staubgefässe von Ruta und Saxifraga im Dunkeln langsamer. Nach Carlet (Compt. rend. 1873, Bd. 77, p. 538) sollen sich die Staubgefässe von Ruta im Dunkeln gar nicht bewegen. — So lange die Organe in der neuen Gleichgewichtslage oder in der aitiogenen Reaction aneinander oder gegen eine Widerlage gepresst sind, können die angestrebten autonomen und aitiogenen Bewegungen natürlich nicht bemerklich werden (vgl. Pfeffer, l. c. p. 48). Dieses Verhalten wurde nicht gebührend von Stahl (Bot. Ztg. 1898, p. 103) beachtet, der eine Abnahme der autonomen Bewegungen im Dunkeln vermuthet, da durch diese die Nachtstellung gestört werde. Diese teleologischen Discussionen haben natürlich gegenüber den empirischen Erfahrungen keine Bedeutung.

3) Einige Beobachtungen bei C. Fritzsche, Die Beeinflussung d. Circumnutation durch verschiedene Factoren 1899. Die Angabe, die Bewegung der Blättchen von Desmodium gyrans werde durch einen schwachen elektrischen Strom beschleunigt, bedarf der Nachprüfung und der causalen Aufhellung. Lit. Kabsch, Bot. Ztg. 1861, p. 358; Meyen, Pflanzenphysiol. 1839, Bd. 3, p. 557. — Ueber den Einfluss von Chloroform etc. vgl. Bd. II, § 105.

4) Ch. Darwin, Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 202, 204.

5) J. Baranetzki, Die kreisförmige Nutation und das Winden der Stengel 1883, p. 20.

6) Fritzsche, l. c. p. 31.

7) Ch. Darwin, l. c. p. 453; Prantl, Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1874, Bd. 1, p. 548, 554; Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 292.

p. 158), so dürfte die Verminderung der Circumnutationsthätigkeit an abgeschnittenen Sprossen der Windepflanzen wohl durch die Erschütterungen beim Abschneiden und durch das Zurückgehen des Turgescenzzustandes verursacht werden[1]).

§ 82. Die mechanische Ausführung der autonomen Bewegungen.

Unter Verweisung auf II, § 78 bemerke ich, dass in Bezug auf die mechanische Vermittlung der autonomen Nutationsbewegungen nicht einmal bekannt ist, ob und in welchen Fällen die mittlere Wachsthumsschnelligkeit constant bleibt oder verändert wird. Jedoch sind die Nutationskrümmungen von Oedogonium (II, p. 374), vermuthlich auch die der Zygnemaceen (II, p. 381), mit einer Wachsthumsbeschleunigung verknüpft, und es ist nicht unwahrscheinlich, dass die geringfügigen Krümmungsnutationen vielfach mit der stossweisen Aenderung der Zuwachsbewegung (II, p. 20) zusammenhängen. Dagegen ist es fraglich, ob z. B. die Circumnutation des Sprosses der Schlingpflanzen u. s. w. von einer Steigerung der mittleren Zuwachsbewegung begleitet ist. Jedenfalls kann auf eine solche Beschleunigung nicht daraus geschlossen werden, dass die Krümmung zumeist mit dem Wachsthumsmaximum zusammenfällt, und demgemäss bei der undulirenden Nutation in der Regel in einem jeden Krümmungsbogen ein Wachsthumsmaximum gefunden wird[2]).

Voraussichtlich kommt auch bei den autonomen Krümmungen nicht immer dieselbe Wachsthumsmechanik in Anwendung. Jedenfalls ist bei Oedogonium plastisches Wachsthum im Spiele (II, p. 374), indess ist noch in keinem Fall erwiesen, dass die Wachsthumsbeschleunigung durch eine Turgorsteigerung bewirkt wird. Die Versuche, aus welchen de Vries einen solchen Zusammenhang folgerte, sind nicht beweisend, wie fernerhin (II, § 88, 103, 129) dargethan werden soll. Hier sei nur kurz bemerkt, dass die autonomen Krümmungen der Sprosse, des Fadens von Spirogyra u. s. w. erhalten bleiben, wenn die Pflanze durch Eintauchen in heisses Wasser plötzlich getödtet wird, dass also das vermittelnde Wachsthum ohne eine vorbereitende elastische Dehnung ausgeführt wird[3]).

Nach den Versuchen mit den Blättchen von Trifolium pratense und Oxalis acetosella kommen die ansehnlichen autonomen Variationsbewegungen zu Stande, indem immer die Expansionskraft in der einen Hälfte des Gelenkes zunimmt, während sie in der antagonistischen Hälfte abnimmt (vgl. II, p. 371, § 104)[4]). Es ergiebt sich dieses daraus, dass die Biegungsfestigkeit (II, p. 378) der Gelenke constant bleibt, während die Blättchen die sehr ansehnlichen Bewegungen (II, p. 383) ausführen. Denn da diese Bewegungen mit grosser Energie ange-

---

1) Vgl. Baranetzki, l. c. p. 61, und dieses Buch II, § 84.

2) Vgl. Wiesner, Die undulirende Nutation d. Internodien 1878, p. 26 (Sep. a. Sitzungsb. d. Wien. Akad. Bd. 77, Abth. I).

3) Dass die Nutationen von Blüthenstielen u. s. w. durch Wachsthum vermittelt werden, wurde von Frank festgestellt (Beiträge zur Pflanzenphysiol. 1868, p. 62). Uebrigens nimmt auch Hofmeister (Pflanzenzelle 1867, p. 324) an, dass nicht allein ein Dehnbarwerden passiver Schichten, sondern wenigstens theilweise Wachsthum bei den Nutationen mitspiele. [E. Winkler, Krümmungsbewegungen bei Spirogyra 1902.]

4) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 88, 156.

strebt werden, so müsste die Biegungsfestigkeit erheblich steigen, wenn die Krümmung dadurch erzielt würde, dass die Expansionskraft entweder gleichsinnig aber ungleich stark in beiden Gelenkhälften oder immer nur in einer der beiden Gelenkhälften zunimmt oder abnimmt. Auch im letzteren Falle müsste nach meinen Beobachtungen die Expansionsenergie in der allein activen Gelenkhälfte von Trifolium um 0,6—2 Atmosphären zunehmen.

Abschnitt II.

Rankenkletterer und Schlingpflanzen.

§ 83. Allgemeines.

Als Kletterpflanzen oder nach Schenck als Lianen bezeichnet man diejenigen Pflanzen, welche Stämme, Buschwerk, Mauern, Felsen u. s. w. als Stütze benutzen, um sich über den Boden zu erheben. Diese Aufgabe wird in verschiedener Weise gelöst, und je nach den besonderen Einrichtungen und Mitteln, die zur Erreichung des Zieles dienen, lassen sich 1. Winde- oder Schlingpflanzen, 2. Rankenpflanzen oder Rankenkletterer, 3. Wurzelkletterer, 4. Spreizklimmer unterscheiden.

Während bei den Windepflanzen (Bohne, Hopfen etc.) Umschlingen eines aufrechten oder wenig geneigten Stabes durch die Circumnutation und die mit dieser verknüpften Bewegungsvorgänge erzielt wird, werden die verschiedenartigen Greiforgane der Rankenpflanzen durch einen Contactreiz veranlasst, die Stütze zu erfassen. Zu den Wurzelkletterern gehören diejenigen Pflanzen, die sich, wie Hedera helix, Ficus stipulata, Tecoma etc. an Mauern u. s. w. erheben und mit Hilfe von Haftwurzeln befestigen. Die Spreizklimmer (z. B. die Kletterrosen, Kletterbrombeeren, Galium aparine) stützen sich einfach auf die Pflanzen, zwischen denen sie emporwachsen. Bei den vollkommeneren Spreizklimmern ist zugleich in verschiedener Weise für die Behauptung der gewonnenen Lage gesorgt. Theilweise geschieht dieses durch Blätter oder Sprosse, die sich erst entfalten und entwickeln, nachdem die Knospe durch das als Stütze dienende Gebüsch geschoben ist, theilweise sind Stacheln (bei der Rose etc.), Dornen oder Haare vorhanden, die wie Widerhaken wirken, also das Zurückziehen des Sprosses erschweren oder unmöglich machen.

Da es aber nicht die Aufgabe dieses Buches ist, eine Uebersicht der Kletterpflanzen zu geben oder die mannigfachen morphologischen und ökologischen Eigenthümlichkeiten derselben zu schildern[1]), so beschränken wir uns darauf,

1) Näheres bei Ch. Darwin, Bewegungen und Lebensweise der kletternden Pflanzen 1876; A. Kerner, Pflanzenleben 1887, Bd. I, p. 629; H. Schenck, Beitr. z. Biolog. u. Anatom. d. Lianen 1892; F. Ludwig, Lehrb. d. Biolog. d. Pflanzen 1895, p. 124. In diesen Werken, ferner z. B. bei Göbel, Organographie 1900, p. 606, 636 ist auch erörtert, dass, wie allgemein bekannt ist, Organe von verschiedener morpho-

das Wesen der besonderen Bewegungs- und Reactionsvorgänge zu behandeln, mit deren Hilfe die Ranken- und Schlingpflanzen ihr Ziel erreichen. Thatsächlich sind die übrigen Kletterpflanzen so aufgebaut und ausgestattet, dass sie mit den allgemein üblichen oder doch mit den an anderer Stelle behandelten oder zu behandelnden Bewegungen und Reactionen ihre Kletterarbeit vollbringen. Die wachsenden Sprosse der Spreizklimmer finden durch ihr Aufwärtsstreben, also durch dieselben directiven Reize wie andere Pflanzen, ihren Weg durch das Gebüsch etc., auf das sie weiterhin, infolge der Zunahme des Eigengewichts, herabsinken. Bei den Wurzelkletterern aber kommt das negativ heliotropische Reactionsvermögen hinzu (II, § 112), durch das der Spross veranlasst wird, sich an die Mauer u. s. w. anzuschmiegen. Hierdurch werden zugleich die Bedingungen, nämlich Beschattung, Feuchtigkeit und in manchen Fällen vielleicht eine Contactreizung, geschaffen, die verursachen, dass Haftwurzeln allein oder hauptsächlich gegen die Mauer hin entwickelt werden (I, p. 137; II, p. 107, 151).

Uebrigens sind durch die obige Eintheilung nur gewisse Typen gekennzeichnet, die durch Uebergänge verknüpft werden. So ist Cuscuta eine Schlingpflanze, bei welcher der windende Stengel zugleich (intermittirend) die Contactreizbarkeit eines Rankenkletterers besitzt. Der schlingende Stengel von Cuscuta und von Hoya producirt ausserdem Wurzeln, die bei der letztgenannten Pflanze nur zum besseren Befestigen, bei der parasitischen Cuscuta aber auch zur Gewinnung von Nahrung dienen. Ferner giebt es Pflanzen, die mit Haken ausgestattet sind, welche zunächst wie die Haken der bewehrten Spreizklimmer und fernerhin vermöge ihrer Contactreizbarkeit als sensible Greiforgane functioniren. Auch fehlt es nicht an Pflanzen, bei denen differente Organe gleichzeitig oder nacheinander in verschiedener Weise kletterthätig sind. So besitzen gewisse Bignoniaceen neben schlingenden Stengeln Ranken (Fadenranken oder reizbare Blattstiele), und bei einzelnen Arten werden schliesslich noch Sprosse getrieben, die sich nach der Art der Wurzelkletterer befestigen [1]). Zudem sind gewisse Pflanzen befähigt, sich je nach den Aussenbedingungen als kletternde oder als nicht kletternde Pflanzen zu entwickeln (II, p. 393).

Da sich die Kletterpflanzen unter Benutzung einer fremden Stütze zu Licht und Luft emporarbeiten und dieserhalb nicht für die Ausbildung eines tragfähigen Stengels zu sorgen haben, so vermögen sie bei gleichem Materialaufwand schneller in die Länge zu wachsen als andere Pflanzen, und es ist bekannt, dass z. B. der Stengel des Hopfens in einigen Sommermonaten bis zu 12 m lang wird (II, p. 17). In dem verhältnissmässig dünnen Stengel müssen aber natürlich die Leitbahnen besonders leistungsfähig ausgebildet sein, damit der ansehnlichen Blattmenge die grosse Wassermenge zugeleitet werden kann, die zur Deckung des Transpirationsverlustes nothwendig ist (I, 197).

Je nach der Natur der Stützen ist die eine oder die andere der genannten Klettereinrichtungen die am besten functionirende. So sind die Windepflanzen

---

logischer Dignität zu gleichen Zwecken ausgebildet sind. Einige diesbezügliche Bemerkungen, sowie Notizen über das Vorkommen von Klettervorrichtungen bei niederen Pflanzen finden sich in den folgenden §§.

1) Schenck, l. c. p, 7, 134, 156; Darwin, l. c.

darauf berechnet, sich an einem dünneren Stamme, überhaupt an einer isolirten, aufrechten Stütze emporzuarbeiten, während die Rankengewächse am besten zwischen Gebüsch, an Spalieren etc. klettern, also da, wo sich zahlreiche Fasspunkte bieten. Derartigen Verhältnissen sind auch die Spreizklimmer angepasst. Dagegen vermögen die Wurzelkletterer als Stütze eine Mauerfläche etc. zu benutzen, die einem Rankenkletterer nur zugänglich ist, wenn die reizbaren Greiforgane mit Saugplatten (wie bei Ampelopsis) oder mit geeigneten Krallen ausgestattet sind. Natürlich giebt es in jedem der genannten Typen gute und schlechtere Kletterer, und man kann nur ganz im allgemeinen sagen, dass uns die Rankenkletterer als diejenigen Kletterpflanzen erscheinen, die ihrem Zwecke am besten und vollkommensten angepasst sind.

Der aus dem Boden tretende Spross ist gewöhnlich erst zum Klettern befähigt, nachdem er eine gewisse Länge erreicht hat. Findet er dann keine Stütze, so senkt er sich durch das eigene Gewicht und wächst nun analog wie ein Ausläufer auf dem Boden fort. Unter diesen Umständen befindet sich die Pflanze solange unter günstigen Beleuchtungsbedingungen, bis die Sprossspitze ein beschattendes Buschwerk etc. erreicht, das dann, wie eine jede geeignete Stütze, zur Ausübung der Kletterthätigkeit benutzt wird. Ob indess die Pflanze durch dieses Fortwachsen auf dem Boden eine Stütze findet, ist dem Zufall anheim gegeben. Denn diese Pflanzen sind nicht mit Sensibilitäten ausgestattet, durch welche die Sprosse veranlasst werden, sich nach der Stütze hinzuwenden, und selbst der negative Heliotropismus, durch den der Stengel des Epheu u. s. w. gegen die Mauer hin getrieben wird, kommt erst in Betracht, wenn der Spross sich schon in der Nähe der Mauer befindet. Innerhalb des von der Pflanze beherrschten Bereiches wird natürlich die Erreichung der Stütze durch alle Bewegungen begünstigt. In diesem Sinne wirken also ebensowohl die passiven Bewegungen durch den Wind wie die activen Circumnutationen, die nicht nur von den Schlingpflanzen, sondern auch von den Sprossen vieler Rankenkletterer ausgeführt werden (II, § 80). Bei letzteren pflegen zudem die Ranken lebhaft zu circumnutiren, und in einigen Fällen wird die Bewegung der Ranke ausserdem noch durch die Tagesbewegungen des die Ranke tragenden Blattes unterstützt[1]).

§ 84. Das Winden der Schlingpflanzen.

Trifft der frei nutirende Sprosstheil (II, p. 382) einer typischen Windepflanze (Bohne, Hopfen, Winde u. s. w.) auf eine feststehende, aufrechte Stütze, so umschlingt er diese in aufsteigenden Schraubenlinien und klettert nun weiter, indem die neuen Zuwachsstücke ebenfalls in einer Schraubenlinie um den Stab gewunden werden. Diese Windungen kommen aber nicht etwa zu Stande, indem der fortwachsende Sprossgipfel sich eng angeschmiegt um die Stütze bewegt, sondern sind vielmehr das Endresultat einer verwickelten Thätigkeit, die zur Folge hat, dass der nach Circumnutationsbewegungen strebende wachsende Sprossgipfel abwechselnd der Stütze angepresst wird, um sich dann immer wie-

1) So nach Darwin (l. c. p. 90) bei Mutisia clematis.

der von dieser mehr oder weniger abzuheben (Fig. 37, 38)[1]. Zwar sind die zu Grunde liegenden Vorgänge noch nicht völlig aufgeklärt, jedoch ist soviel gewiss, dass das Umschlingen bei den typischen Windepflanzen nicht, wie bei den Ranken, durch einen von der Stütze ausgehenden Contactreiz veranlasst wird, sondern dass die Stütze nur mechanisch wirkt, d. h. die Widerlage bildet, um welche die Windungen unter den obwaltenden Bedingungen durch die active Bewegungsthätigkeit des circumnutirenden Sprosses erzeugt werden.

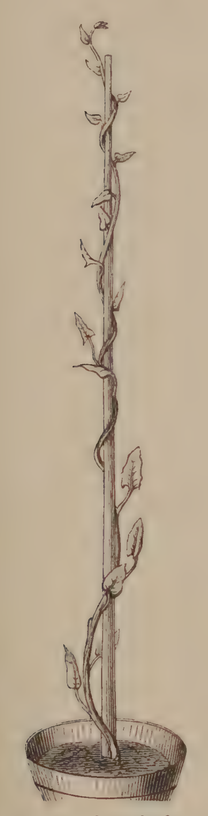


Fig. 37. Convolvulus arvensis (verkleinert).



Fig. 38 *a b c*. Windende Sprossspitze von Humulus lupulus in verschiedenen Phasen der Bewegung (verkleinert).

Die Nothwendigkeit der Circumnutationsbewegungen für das Winden ergiebt sich aus der Erfahrung, dass ohne eine ansehnliche rotirende Nutation kein Winden stattfindet. Folglich geht die Windefähigkeit dem Keimstengel der Bohne, den aus dem Rhizom hervortretenden Sprossen des Hopfens, überhaupt auch bei den besten Schlingpflanzen, denjenigen Sprossen ab, die noch nicht

1) Näheres bei Ch. Darwin, Kletternde Pflanzen 1876; H. de Vries, Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1873, Bd. I, p. 326; S. Schwendener (1881), Gesammelte Botan. Mittheilg. Bd. I, p. 405; Baranetzki, Die kreisförmige Nutation u. das Winden der Stengel 1883, p. 54; H. Schenck, Beiträge z. Biolog. u. Anatom. d. Lianen 1892, p. 115.

genügend circumnutiren[1]). Demgemäss wird durch den etiolirten Stengel von Tropaeolum majus, Polygonum fagopyrum u. s. w. mit der Circumnutation auch die Befähigung zum Winden gewonnen (II, p. 393).

Ferner hört mit der Circumnutation auch das Winden auf, wenn die einseitige Wirkung der Schwerkraft auf die Pflanze durch Drehung am Klinostaten eliminirt wird (II, p. 392). Unter diesen Umständen hat sogar die selbstthätige Geradestreckung (der autonome Orthotropismus) zur Folge, dass die jugendlichen, noch wachsthumsthätigen Windungen sich wiederum abwickeln und zu einem geraden Sprossstücke werden[2]). Da aber durch die Versuchsanstellung eine jede einseitige Schwerkraftwirkung aufgehoben wird, so geht aus dem erwähnten Erfolge nicht hervor, ob die Schwerkraft nur durch die Erzeugung der Circumnutation oder noch in anderer Weise bei dem Winden wirksam ist.

Das Verhalten am Klinostaten beweist zugleich, dass durch den Contact mit der Stütze keine Reizwirkung ausgeübt wird, welche das Abwickeln und das Entfernen des Sprosses von der Stütze zu verhindern vermag. Da indess bei Cuscuta am Klinostaten nicht nur die Circumnutation, sondern auch die Contactreizbarkeit aufgehoben wird (II, p. 393, 404), so kann aus dem besagten Resultat nicht mit Sicherheit gefolgert werden, dass dem Stengel der anderen Schlingpflanzen unter normalen Verhältnissen die Contactreizbarkeit abgeht. Thatsächlich ist dieses aber der Fall. Denn durch Reibung mit einem festen Körper lässt sich wohl an dem Stengel von Cuscuta und Lophospermum scandens (II, § 86), aber nicht an dem Stengel von Phaseolus und den anderen hier behandelten Schlingpflanzen eine Krümmungsbewegung auslösen. Dieses negative Resultat erhält man ebenso, wenn eine Flanke des Sprosses wiederholt gerieben wird, oder wenn man, wie es Darwin that, einen dauernden Contact durch das Aufsetzen einer Holzgabel, oder nach de Vries dadurch herstellt, dass der circumnutirende Spross einen Stab vor sich herzuschieben hat, der in geeigneter Weise an einer Drehwage befestigt ist[3]).

Zur Erzielung und zur Fortsetzung des Windens genügt aber nicht die normale (symmetrische) Circumnutation[4]). Denn durch diese wird das horizontale oder geneigte freie Ende eines Sprosses, der durch das Umwinden einer Stütze

---

1) Vgl. H. Mohl, Ranken u. Schlingpflanzen 1827, p. 104; Ch. Darwin, l. c. p. 4, 26, 33 etc.; Schenck, l. c. p. 128.

2) Vgl. Bd. II, p. 392 und die dort citirte Literatur. [Ebenso verhält sich Bowiea volubilis, die nach W. Voss (Bot. Ztg. 1902, Originale p. 231) bei horizontaler Aufstellung am Klinostaten dann windet, wenn sie in der Richtung von der Spitze nach der Basis einseitig beleuchtet wird, weil bei dieser Pflanze auch die einseitige Beleuchtung (aus analogen Gründen wie die Schwerkraft) Circumnutation veranlasst. Thatsächlich reagirt diese Pflanze stärker heliotropisch als andere Windepflanzen.]

3) Während H. Mohl (l. c. p. 112) irrigerweise eine Contactreizung annahm, lässt Palm (Ueber d. Winden d. Pflanzen 1827, p. 20, 97) das Winden durch die rotirende Nutation zu Stande kommen. Das Fehlen der Contactreizbarkeit wurde dann exact von Ch. Darwin (l. c. p. 12) und H. de Vries (l. c. p. 321) erwiesen. Späterhin trat nochmals F. G. Kohl (Jahrb. f. wiss. Bot. 1884, Bd. 15, p. 327) für die Contactreizbarkeit ein. Dass diese Annahme aber nicht durch die Versuche Kohl's gerechtfertigt wird, ist z. B. von H. Ambronn (Zur Mechanik des Windens 1884, I, p. 32, Sep. a. Bericht. d. sächs. Ges. d. Wissenschaft) dargethan worden.

4) Baranetzki, l. c. p. 11, 16 unterscheidet symmetrische und asymmetrische Nutation.

oder durch gewaltsames Festhalten fixirt ist, um eine horizontale oder schiefstehende (ideelle) Achse circumnutiren (asymmetrische Circumnutation Baranetzki's). Mit Hilfe eines schiefstehenden Kautschukschlauches, dessen freies Ende man Kreise, Ellipsen u. s. w. beschreiben lässt, kann man sich leicht überzeugen, dass auf diese Weise kein Winden um eine verticale Stütze zu Stande kommt. Es muss also in irgend einer Weise durch die Regulirung der Bewegungsthätigkeit bewirkt werden, dass der wachsende und circumnutirende Sprosstheil die Stütze sicher und gleichmässig umwindet.

Dieser Erfolg soll nach Schwendener[1]) durch die Greifbewegungen, d. h. dadurch erreicht werden, dass der circumnutirende Gipfeltheil des Sprosses jedesmal dann, wenn er sich gegen die Stütze presst, einen mechanischen Zug auf die anschliessenden Stengeltheile ausübt, durch den diese herbei- und um die Stütze gezogen werden. Faktisch wird eine solche Zugwirkung durch die sich periodisch wiederholende Anpressung der nutirenden freien Sprossspitze und auch, wie des näheren bei Schwendener (l. c.) zu ersehen ist, durch den Druckwechsel entwickelt, der sich in dem der Stütze angepressten, aber noch nicht ausgewachsenen Stengelstücken in Folge der Circumnutationsbewegungen rhythmisch wiederholt. Mit dieser Thatsache und durch die Untersuchungen Schwendener's ist aber noch nicht entschieden, ob das Winden allein durch diese Greifbewegungen erzielt wird, oder ob diese nur unterstützend mitwirken. In der That wird den Greifbewegungen nur eine unterstützende Bedeutung zufallen, wenn auch ohne diese, wie es Baranetzki (l. c. p. 65) für Dioscorea batatas fand, die Stütze umwunden wird. Es ist aber auch sehr wohl möglich, dass aus der Gesammtheit des Bewegungs- und Reactionsvermögens unter den obwaltenden Bedingungen eine solche Vertheilung der Wachsthumsthätigkeit resultirt und erhalten wird, dass fortwährend das Wachsthum in der von der Stütze abgewandten Flanke des Stengels gefördert ist, und dass durch diese Epinastie das bestimmt gerichtete Einkrümmen des Stengels und damit das Umschlingen der Stütze bewirkt wird[2]). Eine analoge Regulation ist ohnehin nothwendig, um zu erzielen, dass der freie Spitzentheil des Sprosses dauernd homodrom, d. h. in der Windungsrichtung gekrümmt bleibt[3]), obgleich in Folge der Circumnutation die vorausgehende und somit auch diejenige Flanke wechselt, welche die Concavität der homodrom gekrümmten Sprossspitze einnimmt. Uebrigens ist auch nach der Theorie Schwendener's das Winden eine physiologische Leistung der Pflanze, die durch eine bestimmt geregelte Bewegungsthätigkeit erzielt wird, welche als gegeben vorausgesetzt wird.

Bei der Beurtheilung der Causalität des Windens ist wohl zu beachten, dass die Pflanze ein lebendiger Organismus ist, dessen Eigenschaften und Reactionsfähigkeiten aller Voraussicht nach auch in diesem Falle durch die Inanspruch-

---

1) S. Schwendener, Gesammelte Botanische Mittheilung. Bd. I (1881), p. 405; (1886), p. 441.

2) Baranetzki, l. c. p. 38; F. Noll, Sitzungsb. d. Niederrhein. Gesellsch. f. Natur- u. Heilkunde 4. Febr. 1895 und Strasburger's Lehrb. d. Botanik 1898, III. Aufl., p. 225.

3) H. de Vries, l. c. p. 336, 341; Ch. Darwin, l. c. p. 10; Baranetzki, l. c. p. 16, 65; endSchwener, Gesammelt. Botan. Mittheilg. (1882), p. 436; R. Kolkwitz, Ber. d. Botan. Gesellsch. 1895, p. 513.

nahme und durch die jeweiligen Bedingungen in zweckdienlicher Weise modificirt und regulirt werden. Man kann desshalb z. B. nicht von vornherein behaupten, dass der Verlauf der Stimmung und der Stimmungswechsel, durch welche die Circumnutation erzielt wird (II, p. 392), nach Beginn und während des Windens in keiner Weise modificirt werden. Jedenfalls ist die specifische Reactionsfähigkeit keine unveränderliche Grösse, wie sich schon daraus ergiebt, dass die Pflanze nicht in allen Entwickelungsphasen die rotirende Bewegung ausführt (II, § 83). Auch ist schon (II, p. 393) darauf hingewiesen, dass noch unentschieden ist, ob der Stimmungswechsel, der zur Circumnutation führt, auch am Klinostaten fortdauert, an dem factisch die Contactreizbarkeit des Stengels von Cuscuta erlischt. Das normale Winden dieser Pflanze ist zugleich ein Beispiel dafür, dass die Sensibilität (in diesem Falle die Contactreizbarkeit) durch die Inanspruchnahme rhythmisch schwindet und wiederkehrt.



Fig. 39. Freie Windungen von Humulus lupulus.

Für eine gewisse Beeinflussung der Gesammtthätigkeit durch das Winden, also durch die Inanspruchnahme, spricht schon die Erfahrung von Sachs[1]), dass die Fortentwickelung der Triebe nicht selten merklich gehemmt wird, wenn dieselben über die Stange hinauswachsen oder von Anfang an keine Stütze finden. Noch auffallender ist dieses nach Raciborski[2]) bei verschiedenen tropischen Schlingpflanzen der Fall. Unter diesen giebt es auch solche, bei denen das Nichtfassen einer Stütze die Hemmung der Blattentwickelung oder das Abwerfen der bereits gebildeten Blätter und endlich das Absterben des Sprossvegetationspunktes zur Folge hat.

Ferner scheint nach den Beobachtungen Baranetzki's in den windenden Sprosstheilen das Erlöschen des Längenwachsthums beschleunigt und die Circumnutationsbewegung vermindert zu werden[3]). Damit steht es wohl im Zusammenhang, dass im allgemeinen durch ungünstige Wachsthumsbedingungen, sowie durch Abschneiden oder Festklemmen des Sprosses die Bildung freier Windungen (Fig. 39) begünstigt wird. Solche Windungen, die also ohne Mithilfe einer Stütze entstehen, trifft man bei manchen Pflanzen (Akebia quinata, Menispermum canadense u. s. w.) nicht selten im Freien an solchen Sprossen, die keine Stütze erfassten oder über die Stütze hinauswuchsen. Durch das Festhalten oder Festklemmen des Sprosses in einiger Entfernung von der Spitze lässt sich aber bei vielen Pflanzen die Bildung freier Windungen hervorrufen, die freilich oft nur unvollkommen ausfallen[4]). Jedenfalls kennzeichnen diese freien Windungen eine physiologische Reaction, die unter

1) J. Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiol. 1887, II. Aufl., p. 711.

2) M. Raciborski, Flora 1900, p. 2. Eine Contactreizbarkeit geht diesen Sprossen ab.

3) Baranetzki, l. c. p. 61 ff.

4) H. de Vries, l. c. p. 324, 339; Baranetzki, l. c. p. 42; Sachs, l. c. p. 707. — Gelegentlich beobachtete ich an einer Cultur von Phycomyces nitens, dass die Mehrzahl der einzelligen Fruchtträger spiralig gewunden war. Auch giebt es Varietäten, deren Sprosse, wie bei Juncus effusus var. spiralis, stets schöne Spiralwindungen bilden. — Ueber autonome Windungen vgl. II, p. 386; II, § 88.

bestimmten Bedingungen gesetzmässig eintritt. Es ist also wohl möglich, jedoch bis dahin nicht erwiesen, dass auch durch das Erfassen einer Stütze, direct oder indirect, das Bestreben nach Bildung freier Windungen erweckt wird, und dass diese active Krümmungsthätigkeit bei dem Zustandekommen der Windungen mitwirkt. Hiergegen spricht nicht, dass die freien Windungen oft ziemlich bald wieder ausgeglichen werden, denn ebenso verhalten sich die um eine Stütze gebildeten Windungen, wenn nach der Entstehung derselben der Stab sofort herausgezogen wird.

Ob diese Bedingungen und Vorgänge auch mithelfen, dass der asymmetrisch nutirende jüngste Sprosstheil dauernd eine homodrome Krümmung bewahrt (II, p. 403), ist noch unbekannt. Doch ist nicht ausgeschlossen, dass das epinastische Wachsthum an einer (zur Windungsrichtung) bestimmt orientirten Flanke mit dem Aelterwerden des Internodiums energischer ausfällt und ein weitgehendes actives Einkrümmen des windenden Stengels verursacht. Jedenfalls wird aber durch die schon erwähnte homodrome Krümmung der circumnutirenden Sprossspitze erwiesen, dass durch die Gesammtheit der obwaltenden inneren und äusseren Bedingungen eine bestimmt gerichtete Krümmung verursacht und erhalten wird, obgleich der Spross physiologisch radiär ist, und obgleich somit eine jede Kante die Concavität oder Convexität der Krümmung einnehmen und ebenso bei dem Winden die der Stütze angepresste Flanke werden kann[1]).

Wie diese homodrome Krümmung der Spitze zu Stande kommt, ist noch nicht näher aufgeklärt. Vermuthlich resultirt sie aus dem Zusammengreifen verschiedener innerer und äusserer Factoren, unter denen wohl auch die autonome und aitionome Aenderung der Stimmung, sowie die hiermit verknüpfte, reactionelle Ausnutzung der Aussenwelt (II, p. 388) eine Rolle spielen dürften. Eine tiefere Einsicht ist natürlich nicht gewonnen, wenn man diese Paranastie (II, p. 83) durch die Annahme eines Lateralgeotropismus erklärt, dessen Existenz (als eine reactionelle Einheit) durch die Untersuchungen Baranetzki's[2]) und Noll's[3]) nicht erwiesen ist. Allerdings glaubt Ambronn[4]) diese homodrome Krümmung als die nothwendige Folge aus dem Zusammenwirken von Circumnutation und negativem Geotropismus ableiten zu können. Indess bezweifelt Schwendener[5]) die Berechtigung von Ambronn's Deductionen. In diesen werden zudem mit Unrecht die Circumnutation und der negative Geotropismus als constante Grössen angesehen, und es wird nicht genügend berücksichtigt, dass auch die Circumnutation und die hiermit zusammenhängende klinotrope Lage des Sprosses die Folgen von regulatorisch gelenkten geotropischen Reactionen sind. Dass ferner die Theorie von de Vries[6]) unhaltbar ist, nach der die bestimmte Richtung der homodromen Krümmung durch das Gewicht der Sprossspitze, d. h. durch

---

1) de Vries, l. c. p. 329. — Uebrigens ist die Circumnutation die Folge der wechselnden, also labilen Induction (II, p. 167) einer physiologischen Dorsiventralität.

2) Baranetzki, l. c. p. 38.

3) F. Noll, Sitzungsb. d. Niederrhein. Gesellsch. f. Natur- u. Heilkunde 4. Febr. 1895 u. Strasburger's Lehrb. d. Botanik 1898, III. Aufl., p. 225. [Noll, Sitzungsb. d. Niederrhein. Gesellsch. 8. Juli 1901. Dass analoge Wirkungen, wie durch die Schwerkraft, durch die Centrifugalkraft erzielt werden können, ist selbstverständlich. vgl. Bd. II, § 111.]

4) H. Ambronn, Zur Mechanik d. Windens 1885, II. Th., p. 19, 47 (Sep. a. Sitzungsb. d. Säch. Gesellsch. d. Wissensch.); Ber. d. bot. Gesellsch. 1887, p. 105.

5) S. Schwendener (1886), Gesammelt. Botan. Mitthlg., Bd. I, p. 452.

6) H. de Vries, l. c. p. 337.

das hierdurch erzielte Torsionsmoment erhalten wird, ist von verschiedenen Forschern[1]) dargethan.

Thatsächlich vermögen wir derzeit nicht einmal genügend die näheren Factoren zu präcisiren, durch deren Zusammengreifen das Winden zu Stande kommt. Beachtet man aber, dass trotz der mannigfachen und veränderlichen Bewegungen der Sprossspitze endlich ganz regelmässige Windungen mit einem bestimmten Neigungswinkel gebildet werden, so kann man nicht bezweifeln, dass aus der Lage u. s. w. bestimmte dirigirende Reizwirkungen entspringen, bezw. durch die inneren Veränderungen nutzbar gemacht werden. Dabei ist aber sehr wohl möglich, dass in dem einen Falle die Greifbewegungen, in dem anderen die active Krümmung des Internodiums die Hauptrolle spielten. Denn das Winden ist immer der Erfolg einer bestimmt dirigirten Wachsthumsthätigkeit, und zu den dirigirenden Factoren gehört bei Cuscuta sowie bei Lophospermum (II, § 86) auch die Contactreizbarkeit, die bei den Ranken der Hauptfactor ist, durch welchen das Umschlingen einer Stütze veranlasst wird. Wenn eine solche Contactreizbarkeit zumeist bei den typischen Windepflanzen fehlt, so ist damit nicht ausgeschlossen, dass indirect durch die Berührung mit der Stütze (durch das Anpressen, die Erhaltung der Krümmung etc.) Reizwirkungen ausgelöst werden, die eine gewisse Rolle bei dem Winden spielen. Bei dem Zustandekommen der Windungen und der Circumnutation sind aber immer (trotz des Mangels einer Contactreizbarkeit) verschiedene Reizwirkungen betheiligt.

§ 85. Weiteres über Schlingpflanzen.

Nachdem im vorigen § im allgemeinen die Ursachen des Windens besprochen sind, soll hier noch einiges zur Ergänzung und Erläuterung der Eigenheiten der Schlingpflanzen und des Windens (ohne Contactreizbarkeit) mitgetheilt werden.

Es wurde schon auf den Zusammenhang zwischen Circumnutation und Winden und ebenso darauf hingewiesen, dass nur gewisse Pflanzen und Pflanzenorgane zu diesen Bewegungen befähigt sind. Diese Fähigkeit pflegt zweckentsprechenderweise den ersten Internodien der Keimpflanze und der aus Rhizomen etc. entwickelten Sprosse, also Stengeln abzugehen, die noch genügend tragfähig sind, um sich aufrecht zu erhalten (II, p. 383, 401). Ausserdem sind nicht alle Sprosse einer Pflanze zum Winden bestimmt. Denn wenn auch bei vielen Schlingpflanzen alle über den Boden tretenden Laubsprosse schlingen, so sind doch bei anderen Pflanzen nur bestimmte Langtriebe befähigt zu winden[2]).

Da aber manche Pflanzen nur unter bestimmten Culturbedingungen winden (II, p. 402), so ist es begreiflich, dass auch in der Natur gewisse Pflanzen nicht an jedem Standort als Windepflanzen gefunden werden. Eine solche Verschiedenheit trifft man besonders bei den minder tüchtigen Windepflanzen, die be-

---

1) Baranetzki, l. c. p. 69; Schwendener, 1881, l. c. p. 403, 416; Ambronn, l. c. 1885, p. 25.

2) Thatsachen bei H. Schenck, Beitr. z. Biol. u. Anatom. der Lianen 1892, p. 115; Goebel, Organographie 1900, p. 636; Ch. Darwin, Bewegungen u. Lebensweise d. kletternden Pflanzen 1876, p. 32. [W. Voss, Bot. Zeitg. 1902, p. 249, Celastrineen.]

sonders an schattigen und feuchten Orten winden, also da, wo lange und schwächliche Stengel entwickelt werden. Unter solchen Bedingungen winden z. B. gelegentlich Solanum dulcamara und Cynanchum vincetoxicum[1]. Dagegen ist es noch zweifelhaft, ob nur die äusseren Verhältnisse bewirken, dass die Sprosse von Polygonum convolvulus nicht in jeder Jahreszeit winden[2]. Auf den Aussenbedingungen beruht es aber offenbar, dass nach Darwin (l. c. p. 33) Ipomoea argyroides und zwei Arten von Ceropegia in England Schlingpflanzen sind, während sie in ihrer Heimat, im trockenen Südafrika, nicht winden. Andererseits haben einzelne Varietäten, so z. B. gewisse Culturrassen von Phaseolus multiflorus, mit der Veränderung der Wuchsverhältnisse die Fähigkeit zum Winden verloren[3].

Die Windefähigkeit ist besonders bei höheren Pflanzen und bei diesen zumeist an oberirdischen Stengeltheilen ausgebildet; jedoch sind z. B. Lygodium scandens und Blechnum volubile Beispiele für windende Blätter[4]. Schlingende Wurzeln und Rhizome sind nicht sicher bekannt, denn es ist fraglich, ob die Windungen, die gelegentlich an Luft-, Erd- und Wasserwurzeln[5] beobachtet wurden, mit Hilfe der Circumnutation oder durch eine Contactreizung entstanden. Diese Fragen sind unter anderem auch nicht entschieden in Bezug auf die Fäden von Algen, die sich gelegentlich um Stützen schlingen[6], und in Bezug auf die Rhizoiden von Catharinea undulata, die sich gegenseitig umwinden[7].

Bis dahin ist stets Uebereinstimmung zwischen Circumnutations- und Winderichtung beobachtet, und zwar sind die meisten Pflanzen links (d. h. entgegen dem Lauf des Uhrzeigers und der Sonne) gewunden, wie z. B. Convolvulus (Fig. 37, p. 401), Phaseolus, Ipomoea purpurea, Menispermum canadense, Aristolochia sipho, Periploca graeca. Dagegen sind Humulus lupulus (Fig. 38, p. 401), Polygonum convolvulus, Lonicera caprifolium, Testudinaria elephantipes Beispiele für rechtswindende Pflanzen. In der Regel wird die Windungsrichtung constant eingehalten, jedoch kommt unter anderem bei Polygonum complexum, Testudinaria sylvatica, Solanum dulcamara vor, dass einzelne Individuen oder dass einzelne Sprosse desselben Individuums in entgegengesetzter Richtung schlingen. Bei Loasa aurantiaca, Scyphantus elegans, Blumenbachia lateritia, Tropaeolum tricolorum, Ipomoea jucunda, Hibbertia dentata wird sogar an demselben Spross gelegentlich oder öfters eine Umwendung der Windungsrichtung gefunden[8].

Ein solches Umwenden ist nur möglich, wenn in den schon ausgebildeten

---

1) Ch. Darwin, l. c. p. 32; Schenck, l. c., p. 128.

2) Palm, Ueber d. Winden d. Pflanzen 1827, p. 43, 94.

3) Ch. Darwin, l. c. p. 33.

4) Vgl. Schenck, l. c. p. 113.

5) G. Hochreutiner, Rev. général. d. Botan. 1896, Bd. 8, p. 92. Vgl II, § 86.

6) Palm, l. c. p. 44.

7) Schimper, Réch. s. l. mousses 1848, Taf. IV, Fig. 15, 16. — Ein gewisses Umwinden findet man zuweilen auch an den Fadenbüscheln von Spirogyra, die in feuchte Luft ragen. Hofmeister, Jahreshefte d. Vereins f. vaterländ. Naturk. in Württemberg 1847, Jahrg. 30, p. 226. [E. Winkler, Krümmungsbewegungen von Spirogyra 1902.] — Ueber Contactreizbarkeit bei Fäden etc. niederer Organismen siehe II, § 86.

8) Weitere Thatsachen bei Ch. Darwin, l. c.; Schenck, l. c. p. 123 und in den an diesen Stellen citirten Schriften.

Windungen die Wachsthumsbefähigung rechtzeitig so weit vermindert wird, dass bei der Umkehrung der Circumnutationsrichtung kein Abwickeln der sämmtlichen Windungen erfolgt. Denn würde ein solches Abwickeln eintreten, so könnten ebensowenig bleibende Windungen entstehen, wie bei einer Pflanze, die durch rechtzeitige Eliminirung der einseitigen Schwerkraftwirkung (auf dem Klinostaten) immer wieder veranlasst wird, die soeben gebildeten und in Bildung begriffenen Windungen abzuwickeln. Sofern aber unter künstlichen oder normalen Bedingungen immer nur ein Theil der gebildeten Windungen beseitigt wird, kann das Schlingen, wenn auch verlangsamt, fortschreiten. Ja es kann sogar trotz der Umwendung der rotirenden Nutation ein homodromes Winden herauskommen, wenn die Umwendung der Circumnutation nur solange anhält, dass ihre Wirkung immer wieder eliminirt wird[1]. Uebrigens wird auch bei dem normalen Winden die Sprossspitze bei jedem Circumnutationsumlauf mehr oder weniger von der Stütze abgehoben, und zuweilen wird hier sogar eine in Bildung begriffene Windung von dem Stabe abgewickelt (II, p. 400).

Das Zustandekommen des Schlingens bringt es mit sich, dass kein bestimmtes constantes Verhältniss zwischen der Anzahl der Windungen und der Circumnutationsumläufe besteht. Im allgemeinen entsteht erst für einige oder sogar für zahlreiche Circumnutationsumläufe eine Windung. Die Ausbildung einer Windung fordert also der Regel nach auch mehr Zeit, als die Vollendung eines Umlaufes durch den frei nutirenden (über die Stütze hinausgewachsenen) Sprossgipfel. So beobachtete Ch. Darwin (l. c. p. 13), dass ein freier Sprossgipfel von Ceropegia, der einen Umlauf in sechs Stunden ausgeführt hatte, nach Darbietung einer Stütze in $9\frac{1}{4}$ Stunden eine Windung ausbildete. Dieselbe Zeit gebrauchte zur Formirung einer Windung der Spross von Aristolochia gigas, der zuvor einen Nutationsumlauf in fünf Stunden vollbracht hatte[2]. Unter Berücksichtignng des hier Gesagten und der Bedingungen für das Winden ist es ohne weiteres verständlich, dass die Befähigung zum Schlingen nicht durch eine jede ansehnliche, sondern nur durch eine bestimmt geregelte Nutation gewonnen wird. Natürlich kann man auch einen nicht selbstthätig circumnutirenden Spross dadurch zum Winden bringen, dass man ihn in der früher (II, p. 393) angegebenen Weise durch entsprechende Lenkung einer tropistischen Reizwirkung in circumnutirende Bewegung setzt und um eine Stütze herumführt.

Bei genügender Dicke der Stütze legen sich dieser die Windungen sogleich fest an. Ist aber ein dünner Draht oder Bindfaden als Stütze geboten, so bilden sich in vielen Fällen lockere Windungen. Diese werden dann vielfach auch der dünnsten Stütze angepresst, indem sie durch entsprechendes Wachsthum steiler werden und sich damit zugleich in analoger Weise verengern, wie die Windungen einer Spiralfeder, die gewaltsam in die Länge gezogen wird[3]. Es ist dieses wohl theilweise die Folge der autotropen, besonders aber der geotropischen Eigenschaften, die sich in einiger Entfernung von der Sprossspitze, also auch in den jugendlichen Windungen, derart ändern, dass der Stengel eine orthotrope

1) Solches beobachtete z. B. Ch. Darwin (l. c. p. 47) bei Hibbertia dentata.

2) Ueber die Schnelligkeit der Circumnutationsbewegung vgl. II, p. 383.

3) Literatur: de Vries, l. c. p. 326; Baranetzki, l. c. p. 58; Schwendener, l. c. 1881, p. 419; Ambronn, l. c. I, p. 5; II, p. 35.

Lage anzunehmen strebt[1]). Durch dieses Bestreben werden ja auch nach der Entfernung einer dickeren Stütze die soeben gebildeten Windungen wieder ausgeglichen, während die etwas älteren unverändert bleiben, weil die Wachsthumsbefähigung ziemlich bald nach dem Umschlingen zu erlöschen pflegt. In Folge dieser Bestrebungen schmiegen sich die Windungen der Stütze fester an und üben auf diese einen ansehnlichen Druck aus, durch den z. B. ein hohler Papiercylinder zusammengepresst wird[2]). Die Ausgleichung der bestehenden Spannung bewirkt aber, dass sich bei Entfernung der Stütze auch die älteren Windungen sofort etwas verengern. Durch diese Anpressung wird zugleich die Fixirung der Pflanze an die Stütze gesichert, eine Fixirung, die durch Unebenheiten der Stütze und des Sprosses, in vielen Fällen ausserdem durch Klimmhaare (Humulus, Phaseolus) noch weiter gesteigert wird[3]).

Die mittlere klinotrope Stellung der Sprossspitze, sowie die bestimmt geregelte Bewegungsthätigkeit in Verbindung mit der gesetzmässigen Aenderung des Reactionsvermögens mit dem Alter des Sprosses machen es begreiflich, dass ein guter Kletterer um einen cylindrischen Stab sehr regelmässige, aufsteigende Windungen bildet. Bei vielen Pflanzen wird der Neigungswinkel der Windungen sogar durch eine mässige Aenderung des Durchmessers der Stütze nicht erheblich verändert. Im allgemeinen nimmt freilich der Neigungswinkel der Windungen mit der Abnahme der Dicke der Stütze bis zu einem gewissen Grenzwerth zu, den annähernd auch diejenigen Windungen einhalten, welche fernerhin steiler werden, weil sie sich bei ihrer Bildung nicht sogleich der zu dünnen Stütze anlegten[4]).

Eine Folge der Aufwärtsrichtung des circumnutirenden Sprosses ist es ferner, dass horizontale oder zu stark geneigte Stützen nicht umwunden werden, und dass sich unter Umständen sogar die jüngsten Windungen wieder abwickeln, wenn die Stütze aus der verticalen in eine horizontale Lage gebracht wird. In den Versuchen Mohl's (l. c. p. 132) wurde z. B. ein Bindfaden, der 20°, bezw. 40° gegen die Horizontale geneigt war, nicht mehr von dem Stengel von Ipomoea purpurea, bezw. von Phaseolus umschlungen[5]).

Weiter ist es begreiflich, dass auch die dünnste Stütze, aber nicht eine solche umwunden wird, die einen gewissen, specifisch verschiedenen Durchmesser überschreitet. Denn so wie der Mensch zwischen Daumen und Zeigefinger eine zu dicke cylindrische Stange nicht mehr festhalten kann, gelingt es auch den Schlingpflanzen nicht, um eine Stange zu winden, welche die eingekrümmte, nutirende Sprossspitze während der Anpressung nicht genügend zu umfassen vermag. Eben weil bei einigen tropischen Lianen der nutirende Sprossgipfel

1) Baranetzki, l. c.

2) Mohl (Ranken- u. Schlingpflanzen 1827, p. 118) folgerte diesen Druck aus den Krümmungen, die ein als Stütze benutzter Bindfaden erfährt. De Vries (l. c. p. 327 fand, dass sich die Windungen sogleich verengen, wenn die Stütze entfernt wird.

3) Vgl. Schenck, l. c. p. 131.

4) Vgl. die in p. 408 Anm. 3 citirte Literatur.

5) [Nach Voss (vgl. Bd. II, p. 402 Anm. 2) umschlingt Bowiea volubilis auch stärker geneigte Stützen, wenn die stark positiv heliotropischen Sprosse dieser Pflanze seitlich beleuchtet werden. Denn dann wird als Resultante eine Circumnutation um eine (ideelle) geneigte Achse erzielt.]

sehr lang ist, vermögen sie Stämme bis zu 40 cm Durchmesser zu umschlingen. Auch Bohne und Hopfen winden immerhin noch um Stangen von 8—15 cm Durchmesser, während z. B. Convolvulus arvensis und Polygonum convolvulus gewöhnlich nicht mehr Stäbe umschlingen, deren Diameter 3—4 cm überschreitet[1]). Da bei derselben Art die Länge der nutirenden Sprossspitze individuell und nach den obwaltenden Bedingungen veränderlich ist, so kann es nicht überraschen, dass z. B. de Vries Wistaria chinensis Stützen von 16 cm Durchmesser umschlingen sah, während Ch. Darwin ein im Topf befindliches Exemplar dieser Pflanze nicht zum Umwinden von Stangen bringen konnte, die einen etwas geringeren Durchmesser besassen.

Von den angedeuteten und einigen anderen Verhältnissen hängt es auch ab, wie sich eine Schlingpflanze in Buschwerk und ebenso gegenüber Stäben benimmt, die in einiger Entfernung von einander stehen; ob sie also nur einen Stab umwindet oder einige Stäbe als eine einheitliche Stütze benutzt. Es bedarf auch keiner besonderen Erörterungen, warum sich die fortwachsende Sprossspitze an dem durch seine Schwere herabhängenden älteren Sprosstheil wiederum in die Höhe winden kann, und warum sich auch einige aufstrebende Sprosse derselben Pflanze wechselseitig umschlingen können. Auf das Verhalten gegenüber flachgedrückten und überhaupt gegen nicht runde Stützen braucht hier nicht eingegangen zu werden, da sich der Erfolg aus dem Gesagten ableiten lässt. Die Form der Stütze hat also jedenfalls einige Bedeutung. Die Qualität des als Stütze dienenden Materiales ist indess ohne Beang, während, wie schon bemerkt, eine gewisse Unebenheit oder Rauhheit der Stütze einigen Vortheil für das Festhalten und somit auch für das Winden bieten kann. Aeltere Anschauungen, die der Stütze wohl auch eine besondere Anziehungskraft beilegten, sind durch Mohl (l. c. p. 72) längst widerlegt.

Torsionen. Die Circumnutationsbewegung ist, wie schon früher (II, p. 383) dargethan wurde, nicht mit einer Stengeltorsion verknüpft, die sich aber bei den meisten Schlingpflanzen, wenn sie nicht winden, und zwar zumeist erst in den nicht mehr circumnutirenden Sprosstheilen, so ansehnlich ausbildet, dass sie sofort an dem spiraligen Verlauf von Stengelkanten u. s. w. erkennbar ist. Diese Torsion, die gleichsinnig wie die Circumnutations- und Windebewegung gerichtet ist, entsteht aus inneren Ursachen. Demgemäss ist ihre Entstehung unabhängig vom Winden und ebenso von der Circumnutation, wie sich daraus ergiebt, dass die homodrome Torsion auch am Klinostaten[2]) (trotz Aufhebung der Circumnutation, II, p. 392) zur Ausbildung kommt.

Bei einer Pflanze, die fest um eine Stütze gewunden ist, findet man aber in der Regel nur eine antidrome Torsion des Stengels, die in Folge des Windens gebildet wird und ungetrübt erhalten bleibt, wenn die Windungen derart angepresst und fixirt werden, dass die Ausführung der homodromen Torsion

1) Angaben bei Mohl, l. c. p. 134; Ch. Darwin, l. c. p. 29; Baranetzki, l. c. p. 56; S. Schwendener, l. c. p. 418; Schenck, l. c. p. 121. — Ueber die Länge der circumnutirenden Sprosstheile vgl. dieses Buch. Bd. II, p. 383. — Wenn holzige Windepflanzen Bäume mit secundärem Dickenwachsthum umschlingen, so üben sie denselben Einfluss auf das Dickenwachsthum aus, wie ein um den Baum gespanntes Stahlband. Vgl. z. B. Schenck, l. c. p. 122.

2) Baranetzki, l. c. p. 31.

mechanisch unmöglich gemacht ist. Denn dass diese Torsion in den formirten Windungen angestrebt wird, ergiebt sich daraus, dass sie in diesen Stengelstücken nach Entfernung der Stütze entsteht, und dass sie, analog wie bei freien Windungen, ganz oder theilweise ausgebildet wird, wenn die Windungen der Stütze nicht oder nur locker anliegen. Es ist also erklärlich, dass je nach der Fixirung der Windungen (die von der Stütze, der Natur der Pflanze etc. abhängig ist) der gewundene Spross antidrom, homodrom oder auch gar nicht tordirt erscheint, und dass die Angaben verschiedener Forscher über die Torsionsrichtung für dieselbe Pflanze nicht immer übereinstimmen[1]).

Der Irrthum Mohl's (l. c.), die Circumnutation und das Winden werde durch die Stengeltorsion verursacht, wurde bereits durch Palm (l. c.) und besonders durch Ch. Darwin (l. c.) und de Vries (l. c.) widerlegt. Von den beiden zuletzt genannten Forschern wurde auch im allgemeinen der verschiedene Ursprung der homodromen und antidromen Torsion und das Zusammenwirken dieser antagonistischen Torsionen erkannt. Aber erst von Schwendener (l. c.), dem sich Baranetzki, Ambronn, Kolkwitz anschliessen, wurde näher dargethan, dass und warum speciell die antidrome Torsion als eine mechanische Folge des Windens entsteht. Wir unterlassen ein näheres Eingehen auf die Bildungsmechanik dieser Torsionen, deren Entstehung man sich übrigens z. Th. versinnlichen kann, indem man einen Kautschukschlauch um eine Stütze windet. Führt man den Schlauch so um die Stütze, dass die Drehung um die eigene Längsachse nicht gehemmt ist, so wird eine zuvor aufgetragene Längslinie von der convexen auf die concave Flanke wandern u. s. w. und im allgemeinen dem vor der Stütze stehenden Beschauer zugewandt sein. Man muss also die angestrebten Drehungen des Schlauches um die Längsachse verhindern, um den Schlauch so um die Stütze zu legen, dass die aufgetragene Längslinie überall die convexe Flanke einnimmt. Sobald man dann dem Schlauche die genügende Freiheit giebt, wird durch Drehung um seine Längsachse eine Ausgleichung der eingeführten Torsionsspannung stattfinden. Diese Ausgleichung wird aber nicht oder nur theilweise eintreten, wenn in derselben Weise ein wachsthumsfähiger Spross um die Stütze gewunden wird, da in diesem, auch bei den Windepflanzen, gewaltsame Krümmungen und Torsionen theilweise und mit der Zeit vollständig durch Wachsthum fixirt werden[2]). Werden die Windebewegungen auch nicht genau nach dem obigen Schema ausgeführt, so stimmen sie doch darin überein, dass auch durch sie im windenden Sprosse gewaltsam antidrome Drehungen entstehen, die durch Wachsthum fixirt werden. Näheres über das Zustandekommen dieser Torsionen ist bei Schwendener (l. c.) und bei Kolkwitz (l. c.) zu finden. Bei Kolkwitz (l. c. p. 512) ist auch erörtert, dass durch die Torsionen der Druck gegen die Stütze gesteigert wird, dass also auch die in den etwas älteren Stengeltheilen angestrebten, homodromen Torsionen dahin wirken, den locker gewundenen Spross fest an die Stütze zu pressen.

---

1) Näheres bei R. Kolkwitz, Ber. d. bot. Gesellsch. 1895, p. 497; S. Schwendener (1881), Gesammelte Botan. Mittheil. p. 420; H. Ambronn, Zur Mechanik d. Windens 1884, I; 1885, II (Sep. a. Sitzungsb. d. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch.); J. Baranetzki, Die kreisförmige Nutation und das Winden d. Stengel 1883, p. 66; H. de Vries, Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1873, Bd. I, p. 330; Ch. Darwin, Bewegungen u. Lebensweise d. kletternden Pflanzen 1876, p. 6.

2) Vgl. diesen Bd. II, p. 64; Kolkwitz, l. c. p. 505.

Aeussere Einflüsse. Unter Verweis auf die allgemeinen Bemerkungen in § 81 dieses Bandes, sowie auf das, was in § 84 u. 85 gesagt ist, soll hier nur kurz auf die heliotropischen Eigenschaften der schlingenden Sprosse hingewiesen werden. Nach den Beobachtungen von Mohl (l. c. p. 119), Dutrochet, Darwin[1], Baranetzki[2] sind die circumnutirenden Sprosstheile der Schlingpflanzen in der Regel positiv heliotropisch. Diese heliotropische Wirkung ist indess in zweckentsprechender Weise so schwach, dass dadurch die Circumnutation nicht aufgehalten wird, sondern nur eine gewisse Beschleunigung erfährt, wenn diese autonome Bewegung und die heliotropische Wirkung sich addiren, während eine Verlangsamung eintritt, wenn sich beide entgegenarbeiten. So wurden in den Versuchen Baranetzki's bei freier (symmetrischer) Nutation des Sprosses von Ipomoea purpurea der nach dem Licht hingehende Halbkreis in 55 Minuten, der vom Licht hinwegführende Halbkreis in 45 Minuten durchlaufen, und ähnliche Differenzen wurden bei Ipomoea sibirica und Polygonum convolvulus gefunden. Da aber unter diesen Umständen die heliotropische Wirkung durch den mit der freien Circumnutation verknüpften Wechsel der vorausgehenden Sprosskante (II, p. 382) abgeschwächt wird, so fällt, wie zu erwarten, die heliotropische Wirkung ansehnlicher bei der asymmetrischen Circumnutation aus, weil wenigstens unter gewissen Bedingungen die besagte Abschwächung gering ist. In der That beobachtete Baranetzki an der asymmetrisch nutirenden Sprossspitze von Ipomoea sibirica, dass der nach der Lichtquelle (und abwärts) gerichtete Halbumgang in 35 Minuten, der von der Lichtquelle (aufwärts) hinwegführende Halbumgang in 1 Std. 25 Min. und 1 Std. 15 Min. zurückgelegt wurde.

Während der positive Heliotropismus das Winden eher nachtheilig als günstig beeinflusst, ist es für das Umwinden vortheilhaft, dass sich in den etwas älteren, also in den schon gewundenen Sprosstheilen negativer Heliotropismus einstellt. Denn dadurch werden diese Stengelstücke veranlasst, sich thunlichst nach der Schattenseite, also nach der Stütze hin zu krümmen. Dieser negative Heliotropismus ist nach Baranetzki (l. c. p. 23) in den Sprossen von Ipomoea purpurea, Polygonum convolvulus, Dioscorea sinuata ansehnlich, während er in dem Stengel von Dioscorea batatas schwächer, in dem Stengel von Boussingaultia baselloides und Menispermum dahuricum gar nicht ausgebildet ist[3].

§ 86. Die Rankenkletterer.

Die Rankenpflanzen, die das gemeinsam haben, dass die Contactreizbarkeit zu Kletterzwecken nutzbar gemacht wird, bieten eine weit grössere Mannigfaltigkeit von Klettereinrichtungen, als die Schlingpflanzen, die nur eine aufrechte Stütze in der besagten Weise (II, § 84, 85) zu umschlingen vermögen. Es

---

1) Ch. Darwin, Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 384.

2) Baranetzki, l. c. p. 21. Vgl. über den Heliotropismus d. Schlingpflanzen auch Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen 1880, II, p. 38. [Nach Voss (Bot. Zeitg. 1902, Org. p. 238) ist der Spross von Bowiea volubilis stark positiv heliotropisch.]

3) Es ist noch nicht aufgehellt ob es etwa durch negativen Heliotropismus bedingt ist, dass nach Mohl (l. c. p. 120) gewisse Schlingpflanzen eine Stütze umschlingen sollen, wenn sie bei einer vom Licht hinweggehenden Bewegung auf dieselbe treffen, während dieses Umschlingen nicht gelingen soll, wenn sie sich nach dem Lichte hin bewegen.

lassen sich deshalb verschiedene Typen von Rankenkletterern unterscheiden[1]). Speciell als Fadenranker fassen wir alle diejenigen Pflanzen zu-



Fig. 10. Bryonia dioica (etwas verkleinert). *a* junge, spiralig eingerollte, *b* entfaltete und reizbare Ranke; *c* Ranke, welche die Stütze *d* umfasste; *d* ältere Ranke, die sich einrollte, ohne eine Stütze erfasst zu haben.

1) Näheres über morphologische und ökologische Verhältnisse der Rankenkletterer bei Ch. Darwin, Bewegungen u. Lebensweise d. kletternden Pflanzen 1876; H. Schenck, Beiträg. z. Biolog. u. Anatom. d. Lianen 1892, I, p. 135; F. Ludwig, Lehrb. d. Biolog. d. Pflanzen 1895, p. 126; K. Goebel, Organographie 1898, p. 139, 608. — Wir haben hier nicht zu berücksichtigen, dass functionell übereinstimmende Organe verschiedenen morphologischen Werth haben. Ich fasse desshalb auch als Fadenranken alle fadenförmigen Greiforgane zusammen, gleichviel ob es sich um Blatt- oder Stengelorgane handelt, und behalte diese Bezeichnung für das functionirende Organ auch dann bei.

sammen, bei denen, wie z. B. bei Bryonia und anderen Cucurbitaceen, bei Passiflora, Pisum, Lathyrus, Cobaea scandens, Bignonia, Eccremocarpus, Vitis, Cardiospermum halicacabum fadenförmige Organe, also typische Ranken, als Greiforgane functioniren. Diese Fadenranken werden bekanntlich durch den Contactreiz veranlasst, die Stütze zu umschlingen und fest zu erfassen (Fig. 40). Auf diese Weise werden die neugebildeten Sprosstheile immer wieder durch die von ihnen producirten Ranken befestigt, die also Greiforgane sind, welche nach verschiedenen Richtungen ausstrahlen und fassen. Durch das korkzieherartige Aufrollen des zwischen Pflanze und Stütze befindlichen Theiles der Ranke (Fig. 40 *c*) wird dann ein Zug auf die Pflanze ausgeübt, welcher den Spross näher an die Stütze zu ziehen sucht, und der durch das antagonistische Zusammen-



Fig. 41. Cobaea scandens. Die Zweigstücke *a* tragen je ein Blatt *b*, dessen Ende die verzweigte Ranke bildet, von der einige Strahlen die Stütze *c* erfassten. In *d* sind die krallenartigen Endigungen etwas vergrössert abgebildet.

wirken verschiedener Ranken eine tragfähigere Aufhängung der Pflanze herstellt. Zudem hat die Federwirkung der Spirale zur Folge, dass die Pflanze durch einen plötzlichen Windstoss nicht so leicht abgerissen wird. Es ändert nichts am Wesen der Sache, wenn die verzweigte Ranke von Pisum, Vicia, Cobaea u. s. w. mehrere Strahlen bildet, welche als Greiforgane functioniren, die z. B. bei der reich verzweigten Ranke von Cobaea scandens (Fig. 41) mit zahlreichen Krallen die Stütze umfassen.

Die zuletzt genannten Pflanzen sind zugleich Beispiele dafür, dass nur ein Theil des Blattes zu einer typischen Fadenranke ausgebildet ist. Wenn aber

---

wenn z. B. nur ein Theil des Blattes in eine Ranke umgebildet ist. In dieser Hinsicht folge ich also nicht den von Schenck (l. c.) angewandten Eintheilungsprincipien.

als Greiforgane Blatttheile functioniren, die noch nicht die Form einer typischen Fadenranke annahmen oder sogar den üblichen Blattcharakter bewahrten, so pflegt man von Blattkletterern zu reden. Zu diesen gehört unter andern Fu-



Fig. 42. Gloriosa superba. Zwei Blattspitzen haben einen Grashalm umschlungen.

Fig. 43. Solanum jasminoides (nach Darwin). Der Blattstiel *b* hat die Stütze *s* umschlungen.

maria officinalis var. Wirtgeni, bei der die blattartigen Fiederstrahlen des Laubblattes die sensiblen Greiforgane sind. Auch kann man zu den Blattkletterern die Blattspitzenkletterer Corydalis claviculata, Gloriosa superba (Fig. 42), Flagellaria indica, Littonia zählen, Pflanzen, bei welchen die greifende Blattspitze rankenähnlich ausgebildet ist, die also Bindeglieder zwischen den typischen Fadenrankern und den Blattkletterern vorstellen. Zu den letzteren gehören z. B. Solanum jasminoides (Fig. 43), Clematis vitalba, Atragene, Tropaeolum, Lophospermum scandens, die man im näheren Blattstielkletterer nennt, weil sie die Stütze mit dem reizbaren Blattstiel umschlingen, der zugleich der Träger der normal gestalteten Blattlamina ist.

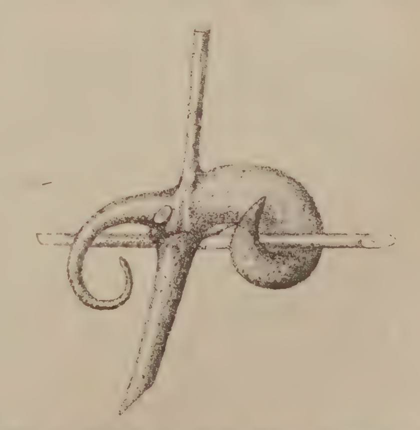


Fig 44. Uncaria ovalifolia. Natürl. Grösse (nach Treub). Der Haken *a*, der eine Stütze erfasste, hat sich ansehnlich verdickt.

In den Tropen giebt es auch eine Anzahl Pflanzen, bei denen normal beblätterte oder etwas besonders gestaltete Seitenzweige als reizbare Kletterorgane functioniren. Diese Zweigklimmer sind in Europa nur durch einige Antirrhinum-Arten vertreten, die aber wenig tüchtige Kletterpflanzen sind. Den Zweigklimmern schliesst sich auch Cuscuta an, deren Stengel gleichzeitig mit Windefähigkeit und Contactreizbarkeit ausgestattet ist. Die tropischen Länder besitzen ferner in Uncaria (Fig. 44), Olax, Artabotrys,

Strychnos u. s. w. Holzpflanzen (Hakenkletterer), welche mit hakenförmigen Organen (Dornen oder umgewandelten Inflorescenzstielen) versehen sind, die sich in Folge einer Berührung weiter einkrümmen und oft ansehnlich verdicken[1]). Diesen Hakenkletterern und zugleich den Fadenrankern schliessen sich die Uhrfederranker an, welche uhrfederartig eingerollte Ranken besitzen, die durch eine hineingerathene Stütze zu festem Umfassen dieser und zu weiterer Verdickung angeregt werden.

Eine schwache Contactreizbarkeit ist ausserdem bei verschiedenen Objecten vorhanden (II, § 93). Unter den Wurzeln sind z. B. die Luftwurzeln von Vanilla und einigen anderen Pflanzen so weit reizbar, dass sie als Wurzelranken functioniren können, die nach Ewart[2]), allerdings erst im Laufe von 1—3 Wochen, eine volle Umschlingung fertig bringen. Gelegentlich wurden auch einige Erd- und Wasserwurzeln beobachtet, die eine Stütze umschlungen hatten, jedoch ist es, wie schon (II, p. 407) erwähnt wurde, für diese Fälle und ebenso für die Rhizoiden von Catharinea, sowie für gewisse Algenfäden fraglich, ob das Umschlingen mit oder ohne Contactreizung zu Stande kam. Jedoch sind offenbar bei Cystoclonium purpurascens[3]), Hypnea musciformis, Nitophyllum uncinatum und einigen anderen Meeresalgen[4]) bestimmte Auszweigungen befähigt, wie Ranken zu fassen. Diese Befähigung besitzen nach Zopf[5]) ferner die ösenartig gekrümmten Hyphen von Arthobotrys oligospora und nach Boudier[6]) und Ludwig[7]) bestimmte Hyphen einiger anderen Pilze. Auch beobachtete Wortmann[8]), dass bei Phycomyces nitens ein schwächlicher Sporangiumträger einen kräftigen Sporangiumträger umschlungen hatte.

Durch den Contactreiz und die mit dem Umschlingen verknüpfte Inanspruchnahme werden ausser der Krümmungsbewegung zumeist noch andere Veränderungen verursacht. So wird, wie wir noch (II, § 88) hören werden, das schraubige Einrollen des freien Rankentheils beschleunigt, und ausserdem veranlasst, dass die Tragfähigkeit der Ranke zunimmt. Diese Zunahme ist in einigen Fällen, so nach Ewart (l. c. p. 218, 222) bei Amphilobium Mutisii und Bauhinia tomentosa, mit einer merklichen Verdickung der Ranke verknüpft. Viel ansehnlicher verdicken sich aber in Folge des Fassens die schon erwähnten Reizhaken (Fig. 44, p. 415), sowie die Blattstiele der Blattstielkletterer, die an der Contactstelle zuweilen den doppelten Durchmesser gewinnen (vgl. Fig. 43, p. 415).

---

1) In Bezug auf die Hakenkletterer und Zweigklimmer vgl. ausser der p. 413 Anm. citirten Literatur: M. Treub, Annales d. Jardin. botan. d. Buitenzorg 1882, Bd. 3, p. 1; A. J. Ewart, ebenda 1898, Bd. 15, p. 187.

2) A. Ewart, Annales d. Jardin. botan. d. Buitenzorg 1898, Bd. 15, p. 233. Diese Wurzelranken kannten schon H. Mohl, Ranken- und Schlingpflanzen 1827, p. 24; Ch. Darwin, l. c. p. 144. — Diese und andere Luftwurzeln dienen aber auch zur Befestigung, indem sie durch den negativen Heliotropismus etc. veranlasst werden, sich dem Baumstamm etc. anzuschmiegen, an dem sie durch Wurzelhaare etc. fixirt werden (vgl. II, p. 399). Ueber die in dampfgesättigter Luft entwickelten Wurzeln der Kartoffel siehe J. Sachs, Flora 1893, p. 8. — Ueber andere Wurzeln vgl. II, § 93.

3) N. Wille, Botan. Jahrbüch. f. Systemat. u. Pflanzengeographie 1886, Bd. 7, p. 21.

4) M. Nordhausen, Jahrb. f. wiss. Botan. 1899, Bd. 34, p. 236.

5) W. Zopf, Nova Acta d. Leopoldin. Carolin. Akad. 1888, Bd. 52, p. 325.

6) F. Boudier, Bullet. d. l. Soc. botan. d. France 1894, p. 371.

7) F. Ludwig, Bot. Centralbl. 1899, Bd. 37, p. 359.

8) Wortmann, Bot. Ztg. 1887, p. 806.

Durch den Reiz wird also in diesen Fällen ein ansehnliches Dickenwachsthum veranlasst, das in verschiedener Weise, z. Th. durch ein secundäres Dickenwachsthum des Holzkörpers, erzielt wird, der unter anderm in dem Blattstiel von Solanum jasminoides erst in Folge des Reizes zu einem ringförmigen Holzkörper ergänzt wird[1]).

Ferner wird durch den Contactreiz die Ausbildung der Haftscheiben veranlasst, mit deren Hilfe die Ranken verschiedener Arten von Ampelopsis (Fig. 45), von Bignonia capreolata, littoralis; Hanburya mexicana, Cissus paulliniaefolia u. s. w. an Steine, Holzflächen etc. befestigt werden[2]). Vermöge dieser Einrichtung können solche Ranken als Kletterorgane an Mauern, Baumstämmen, also an Stützen dienen, an welchen diejenigen Ranken nicht zu fassen vermögen, die auf die Umschlingung einer Stütze angewiesen sind (vgl. II, p. 399). Uebrigens besitzen die Ranken von Ampelopsis quinquefolia nebenbei auch die Fähigkeit eine Stütze zu umfassen.

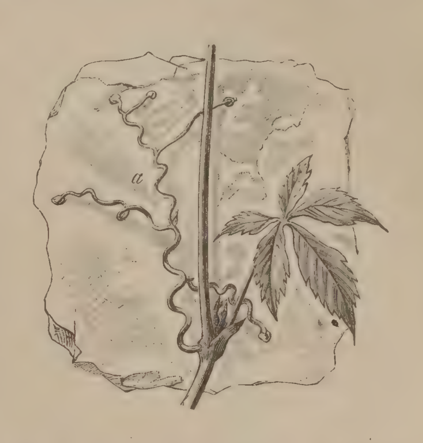


Fig. 45. Ampelopsis quinquefolia. Die Ranke *a* ist durch Haftballen an einer Steinfläche befestigt und hat sich korkzieherartig eingerollt.

Diese Haftballen entstehen durch eine Wucherung der Epidermiszellen sowie des angrenzenden Parenchyms und bewirken durch das Eindringen in die Unebenheiten der Stütze und durch ein klebriges Secret eine so solide Befestigung, dass in vielen Fällen auf Zug eher das Zerreissen als das Abreissen der Ranke erfolgt. Während aber bei Ampelopsis Veitchii, Cissus paulliniaefolia u. a. an der Spitze der Rankenäste eine Anschwellung vorhanden ist, die durch den Contactreiz zur Fortbildung angeregt wird, fehlt eine solche Anlage bei Ampelopsis quinquefolia und einigen anderen Arten. Bei diesen Pflanzen können die Haftballen an verschiedenen Stellen entstehen, werden aber bei Ampelopsis quinquefolia gewöhnlich an der convexen Seite der Rankenspitze gebildet, die sich der Mauer anzulegen pflegt. Unter günstigen Bedingungen ist dann nach zwei Tagen der in Bildung begriffene Haftballen zu erkennen. Uebrigens tritt auch bei den meisten Cucurbitaceen an der Contactstelle der Ranke eine gewisse Wucherung der Epidermis- und der Rindenzellen ein, der sich bei Sicyos angulatus und einigen andern Cucurbitaceen die Befestigung durch ein klebriges Secret beigesellt[3]).

1) Näheres über die Blattstielkletterer bei M. v. Derschau, Einfluss von Contact u. Zug auf rankende Blattstiele, Leipziger Dissertat. 1893. Ueber die Reizhaken u. s. w. vgl. die p. 416 Anm. 1 citirten Arbeiten.

2) Lit. H. Mohl, Ranken- u. Schlingpflanzen 1827, p. 70; Ch. Darwin, Kletternde Pflanzen 1876, p. 112; Pfeffer, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1871, Bd. I, p. 95; A. v. Lengerken, Bot. Zeitg. 1885, p. 408; H. Schenck, Beitr. z. Biolog. u. Anatom. d. Lianen 1892, I, p. 240. — Ueber die Erzeugung anderweitiger Haftorgane durch Contactreiz vgl. diesen Band, p. 150.

3) O. Müller, Cohn's Beiträg. z. Biolog. 1887, Bd. 4, p. 107, 123 etc.; Schenck, l. c. p. 200.

Interessante Verhältnisse finden sich bei Cuscuta europaea, epilinum u. s. w., sowie bei Cassytha, deren physiologisch radiärer Stengel wie eine typische Windepflanze (II, § 84, 85) schlingt und ausserdem durch die Berührung mit einem festen Körper zum Einkrümmen wie eine Ranke, sowie fernerhin auf der Contactseite zur Production von Haustorien veranlasst wird [1]. Nachdem durch das Zusammenwirken dieser Factoren einige eng angeschmiegte Windungen mit Haustorien entstanden sind, erlischt in dem acropetal anschliessenden Stengel für einige Zeit die Contactreizbarkeit, und es werden nun allein durch die Circumnutationsthätigkeit einige Windungen erzeugt, die steiler ausfallen, öfters der Stütze nur locker anliegen und keine Haustorien bilden (Fig. 46). Wird aber dafür gesorgt, dass der Stengel von Cuscuta keine Stütze findet, so bleibt der Neuzuwachs dauernd für Berührung empfindlich, woraus also folgt, dass die Inanspruchnahme durch den Contactreiz die periodische Sistirung der Sensibilität veranlasst.



Fig. 46. Cuscuta epilinum auf Impatiens parviflora. Bei *a* sind flache Windungen mit Haustorien, bei *b* steile Windungen ohne Haustorien gebildet.

Ausserdem ist die einseitige Einwirkung der Schwerkraft nöthig, um Cuscuta in den reizempfänglichen Zustand zu versetzen. Denn am Klinostaten verschwindet nach einiger Zeit nicht nur die Circumnutation, sondern auch die Contactreizbarkeit, die sich z. B. bei Cuscuta europaea erst nach 24 Stunden wieder einstellte, als die Pflanze nach einem dreitägigen Aufenthalt am Klinostaten unter normale Verhältnisse zurückversetzt wurde (Peirce, l. c. p. 86, 116; vgl. dieses Buch II, p. 393).

Ob auch bei gewissen anderen Pflanzen erst durch die einseitige Schwerkraftwirkung der Zustand geschaffen wird, in dem sie auf Contactreize reagiren, ist noch nicht näher untersucht. Nach den beiläufigen Erfahrungen scheinen die typischen Ranken [2], sowie Phycomyces am Klinostaten reizbar zu bleiben. Ob dieses auch für den schwach reizbaren Stengel

1) Die Thatsache wurde zuerst erkannt von Mohl (Ranken- u. Schlingpflanzen 1817, p. 131). Nach weiteren Studien von L. Koch (Hanstein's Botan. Abhandlg. 1874. Bd. 2, p. 121; Die Kleeseide 1880) wurde dann von G. Peirce (Annals of Botany 1894, Bd. 8, p. 53) die Sachlage in dem im Text behandelten Sinne sichergestellt.

2) Näher zu prüfen ist noch die Angabe von Ch. Darwin (l. c. p. 100), dass die Ranke von Echinocystis lobata unter Umständen, nämlich dann, wenn Gefahr ist, dass sie an den eigenen Spross anschlägt, steif und unempfindlich wird.

von Lophospermum scandens[1]) zutrifft, ist unbekannt. Uebrigens werden wir fernerhin andere Beispiele dafür kennen lernen, dass die Sensibilität und Reactionsfähigkeit der Pflanze durch den geotropistischen Inductionszustand modificirt wird (II, § 102).

Die Sensibilität und die Reactionsfähigkeit sind stets von den jeweiligen Bedingungen abhängig und werden demgemäss vielfach in auffälliger Weise durch die Inanspruchnahme des Organismus modificirt. Ein sehr anschauliches Beispiel hierfür und zugleich für eine selbstthätige periodische Aenderung der Sensibilität bietet das intermittirende Verschwinden und Wiederkehren der Contactreizbarkeit bei Cuscuta. Dieses Verhalten dürfte unserer Pflanze dadurch einigen Nutzen gewähren, dass der nutirende Spross sich während des Fehlens der Contactreizbarkeit weiter von der Stütze entfernt, somit gelegentlich den benachbarten Stengel einer Nährpflanze erfasst und auf diesen übergeht. Entfernt sich aber der fortwachsende Spross der Cuscuta von der Stütze, so wird durch den dauernden Verbleib der Reizbarkeit das Ergreifen einer sich darbietenden Stütze erheblich begünstigt.

Da Cuscuta in der Regel durch die Circumnutation an die Stütze geführt wird, so ist schon desshalb begreiflich, dass der Spross dieser Pflanze in der Circumnutationsrichtung windet[2]). Zudem ist die Contactreizbarkeit des Stengels zwar leicht nachzuweisen und ausreichend, um sich bei der Ausbildung der Windungen sehr bemerklich zu machen, jedoch ist noch nicht erwiesen, dass die Contactreizbarkeit des Stengels von Cuscuta genügt, um ein sicheres Umschlingen der Stütze zu bewirken. Dagegen beweist das normale Schlingen der Cuscuta, sowie das Umwinden eines Gelatinestabes, der nicht als Contactreiz wirkt (II, § 87), dass schon allein durch die rotirende Bewegung des Sprossgipfels ein ziemlich gutes Umschlingen der Stütze vollbracht wird. Die Abhebung und Aufrichtung der Sprossspitze während der unempfindlichen Phase macht es begreiflich, dass Cuscuta, analog wie eine typische Schlingpflanze (II, p. 409), zumeist nicht weiter windet, wenn die Stütze in eine horizontale Lage gebracht wird[3]).

Erwähnt sei noch, dass ein jeder fester Körper am Stengel von Cuscuta ebensowohl die Reizkrümmung, als auch die Anlage der Haustorien veranlasst, die aber zur vollständigen Ausbildung nur kommen, wenn sie in eine Nährpflanze eindringen. Die Abhängigkeit von der Contactreizung bringt es mit sich, dass die Haustorien, obgleich der Stengel allseitig reizbar ist, nur da entstehen, wo der Spross von Cuscuta mit der Stütze in Berührung kommt.

Heliotropismus u. s. w. In dem Vorstehenden sind zugleich verschiedene Klettercombinationen erwähnt, auf die bereits (II, p. 398) allgemein hingewiesen wurde. Ebenso wurden schon früher (II, p. 399), unter gleichzeitiger Berücksichtigung der Ranken, die Mittel erörtert, die zur Erreichung der Stütze angewandt werden[4]). Hierzu gehört auch der negative Heliotropismus, der bei den Ranken einzelner Pflanzen eine Bewegung nach der Stütze hin veranlasst (vgl. II, § 112). Ein solches Reactionsvermögen findet sich bei den Ranken von

1) Ueber die Reizbarkeit des Stengels dieses Blattkletterers, der übrigens in der Regel nicht windet, vgl. Ch. Darwin, Kletternde Pflanzen 1876, p. 55.

2) Peirce (l. c.) fand keine gegenläufigen Windungen, die aber nach L. Koch (l. c. 1874, p. 124) vereinzelt vorkommen.

3) Peirce, l. c. p. 115. Nach L. Koch (l. c. p. 124) soll Cuscuta auch um eine horizontale Stütze winden können.

4) Vgl. Schenck, l. c. p. 150 ff., und die hier citirte Literatur.

Vitis vinifera, Ampelopsis quinquefolia[1]), Bignonia capreolata und Eccremocarpus scaber[2]), sowie bei den Wurzelranken von Vanilla planifolia[3]). Bei Smilax aspera[4]) wird ein schwacher, negativer Heliotropismus dadurch bemerklich, dass sich die circumnutirende Ranke nach dem Lichte hin etwas schneller bewegt. Dagegen wird durch die geringe Beschleunigung der nach dem Lichte hin gewandten Circumnutationsbewegung ein schwacher positiver Heliotropismus der Ranken von Passiflora[5]) angezeigt, während Ch. Darwin[6]) an den Ranken von Pisum sativum eine heliotropische Empfindlichkeit nicht zu erkennen vermochte. Die Ranken sind also, ebenso wie die circumnutirenden Sprosse der Schlingpflanzen (II, p. 412), zumeist nur in einem geringen Grade heliotropisch empfindlich. Das gilt auch für Cuscuta, bei welcher der Sprossgipfel der windenden Pflanze kaum heliotropisch reagirt, während er sich bei einer Pflanze, die einige Zeit auf dem Klinostaten verweilte, merklich positiv heliotropisch erweist[7]).

Die Beeinflussung der Ranken durch die Aussenbedingungen ergiebt sich ausserdem im allgemeinen aus dem, was über die Bedeutung der äusseren Factoren für Wachsthum und Bewegungen bereits gesagt ist oder noch zu sagen ist (II, Kap. VI; § 81; § 105, 121, 122). Hier sei nur noch erwähnt, dass z. B. bei Bryonia[8]) die im Dunkeln entwickelten Ranken reizbar sind, und dass die Lichtentziehung auf die Ausbildung der Haustorien von Cuscuta[9]) keinen wesentlichen Einfluss hat.

§ 87. Näheres über den Reizvorgang bei den Rankenpflanzen.

Trifft eine sensible Ranke auf einen Stab, so wird durch den Contactreiz eine relative Beschleunigung des Wachsthums der nicht berührten Flanke und dadurch das Umschlingen der Stütze veranlasst (II, § 88). Da aber einerseits die Sensibilität sich erst in einem gewissen Entwickelungsstadium einstellt, andererseits die Actionsfähigkeit mit dem Erlöschen der Wachsthumsthätigkeit endlich schwindet, so wird durch eine bestimmte Intensität des Reizes in einer bestimmten Lebensphase der Ranke (bezw. eines jeden sensiblen Stückes der Ranke) der maximale Reactionserfolg hervorgerufen. In den Fadenranken tritt die Contactsensibilität in der Regel erst nach der vollen Entfaltung (vgl.

---

1) Knight, Philosoph. Transact. 1812, p. 314; H. Mohl, Ranken- und Schlingpflanzen 1827, p. 76; Ch. Darwin, Kletternde Pflanzen 1876, p. 106; J. Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen 1880, Th. 2, p. 38.

2) Ch. Darwin, l. c. p. 75, 81, 134. — Die Beobachtung von O. Beccari (Bot. Jahrb. 1884, I, p. 27), dass sich die Ranken von Cissus nicht an ein Glimmerplättchen anlegen, beruht vielleicht auf der negativ heliotropischen Wirkung des reflektirten Lichtes.

3) A. Ewart, Annales du jardin. botan. d. Buitenzorg 1898, Bd. 15, p. 237.

4) Ch. Darwin, l. c. p. 92, 134.

5) Ch. Darwin, l. c. p. 134.

6) Ch. Darwin, l. c. p. 88. Nach Wiesner (l. c. p. 38) sind die Ranken von Pisum bei schwachem Licht positiv, bei starkem negativ heliotropisch. — Ziemlich stark positiv heliotropisch sind nach M. v. Derschau (Einfluss von Contact und Zug auf rankende Blattstiele 1893, p. 12) die Blattstiele von Lophospermum scandens.

7) Peirce, l. c. p. 87, 116.

8) Sachs, Bot. Ztg. 1863, Beilage p. 12.

9) Peirce, l. c. p. 88.

p. 413, Fig. 40 a, b), theilweise mit, theilweise nach dem Beginn der Circumnutation ein und scheint dann oft bis zu dem Erlöschen des Wachsthums, also länger anzuhalten als die circumnutirende Bewegung [1]).

Es sind aber nicht alle Theile einer Ranke in gleichem Maasse zur Ausbildung der Reizbarkeit befähigt. So ist bei vielen Fadenranken der basale Theil, der nicht zum Fassen bestimmt ist, wenig oder gar nicht empfindlich. Ferner ist bei den meisten Fadenranken nur eine Flanke reizbar, doch besitzen z. B. die Ranken von Cobaea scandens, Cissus discolor, Smilax aspera, Actinostemma paniculatum allseitige Reizbarkeit [2]). Diese können also mit einer jeden Flanke eine Stütze umschlingen, während eine physiologisch dorsiventrale Ranke nicht gereizt wird und sich von dem Stabe hinweg bewegt, wenn dieser an die unempfindliche Flanke angelegt wird. In der reizbaren Hälfte dieser dorsiventralen Ranken scheint die Empfindlichkeit zumeist von der Mitte gegen die Seitenflanken abzunehmen, die aber genügend sensibel sind, um in Folge der Berührung das Umschlingen der Stütze einzuleiten, bei welchem in der Regel die reizbare Flanke gegen den Stab gerichtet wird. Uebrigens dürften auch viele der allseitig empfindlichen Ranken nicht vollkommen physiologisch radiär sein, und zudem giebt es Uebergänge zwischen den anisotropen und isotropen Ranken. Denn Mohl (l. c. p. 65) fand bei Pisum sativum ausnahmsweise Ranken, die nicht, wie üblich, einseitig, sondern allseitig empfindlich waren, ferner sind bei Bignonia venusta [3]) die Rankenäste allseitig, der Rankenträger aber allseitig empfindlich.

Analoge Verschiedenheiten finden sich auch bei den übrigen Kletterpflanzen. Bei Flagellaria indica ist z. B. die Oberseite, bei den übrigen (p. 415) genannten Blattspitzenklimmern aber die Unterseite sensibel [4]). Die Blattstiele der Blattstielkletterer sind nach Darwin (l. c.) in der Regel allseitig, jedoch nach von Derschau (l. c. p. 13) auf den verschiedenen Flanken in einem ungleichen Grade

---

1) Thatsachen bei Ch. Darwin, Kletternde Pflanzen 1876, p. 83, 134; J. Wortmann, Bot. Ztg. 1887, p. 53; H. Schenck, Beit. z. Biolog. u. Anatom. d. Lianen 1892, I, p. 141, 154; H. Fitting, Jahrb. f. wiss. Bot. 1903, Bd. 38, 554. Analoge Verhältnisse bieten die Blattranken, Reizhaken u. s. w. Vgl. Schenck, l. c., ferner M. v. Derschau, Einfluss von Contact und Zug auf rankende Blattstiele 1893, p. 12; A. Ewart, Annal. d. jardin bot. d. Buitenzog 1898, Bd. 15, p. 188. Ueber die Wachsthumsvertheilung in den sich entwickelnden Ranken vgl. auch D. T. Macdougal, Annals of Bot. 1896, Bd. 10, p. 379; H. Fitting, l. c. p. 547. — H. Mohl (Ranken- u. Schlingpflanzen 1827, p. 65) nahm irrigerweise an, die Reizbarkeit trete erst nach Vollendung des Längenwachsthums ein. In manchen Ranken ist noch eine Reizbewegung (also ein Wiedererwecken der Wachsthumsthätigkeit) möglich, nachdem an der freien Ranke das Längenwachsthum aufgehört hat. Vgl. Fitting, Jahrb. f. wiss. Bot. l. c. p. 554.

2) Vgl. Ch. Darwin, l. c. p. 132; Schenck, l. c. p. 141; v. Derschau, l. c. p. 13; Fitting, l. c. p. 551. — Wir urtheilen hier sachgemäss nur nach dem Reactionserfolg, der bei Berührung je einer Flanke beobachtet wird. Factisch ist aber auch diejenige Flanke dorsiventraler Ranken, bei deren Berührung keine Krümmungsreaction ausgelöst wird, in besonderer Weise sensibel. Denn durch die Berührung dieser Flanke wird, wie aus § 88 zu ersehen ist, bewirkt, dass die Auslösung einer Reizreaction bei Berührung der opponirten Flanke unterbleibt.

3) Schenck, l. c. p. 189. Vgl. auch Fitting, l. c.

4) Schenck, l. c. p. 179. — Allseitig reizbar sind die rankenden Blätter von Adlumia cirrhosa. Vgl. Pfeffer. Unters. d. botan. Instituts zu Tübingen 1885, Bd. I, p. 485.

reizbar. Bei den Reizhaken ist gewöhnlich nur die Unterseite[1]), bei Ampelopsis Veitchii ist nur eine bestimmte Stelle an der Spitze der Rankenäste reizbar (II, p. 417), während der Stengel von Cuscuta physiologisch radiär ist (II, p. 418). In den meisten Fällen sind die anisotropen Ranken u. s. w. auch morphologisch und anatomisch dorsiventral. Indess müssen anatomische und physiologische Dorsiventralität nicht nothwendig Hand in Hand gehen, und thatsächlich sind z. B. verschiedene der anatomisch dorsiventralen Blattstiele allseitig reizbar. Der anatomische Bau[2]), auf den wir hier nicht eingehen, lässt ja ohnehin nicht erkennen, ob ein bestimmtes Gewebe durch Berührung gereizt oder nicht gereizt wird.

Bei allen diesen Rankenkletterern werden die Greiforgane durch die Berührung und Reibung mit jedem beliebigen festen Körper gereizt. Dagegen werden die Berührung mit einer Flüssigkeit oder mit Luft, auch der Stoss eines Wasser- oder Quecksilberstrahles, sowie die kräftigsten Zerrungen durch den Wind nicht als Reiz empfunden, während bei Mimosa, überhaupt bei den mit Stoss- oder Erschütterungsreizbarkeit ausgestatteten Pflanzen, eine jede beliebige Erschütterung bei genügender Intensität auslösend wirkt. Diese Unterschiede beruhen auf einem verschiedenen und besonderen Empfindungsvermögen, auf das wir erst weiterhin (II, § 89, 93) näher zu sprechen kommen[3]). Hier sei nur erwähnt, dass die Reizung der Ranken (denen wir Contact- oder Kitzelreizbarkeit = Thigmotropismus oder Haptotropismus [vgl. II, p. 155] zuschreiben), analog wie die Erweckung des Kitzelgefühls bei dem Menschen nur erfolgt, wenn durch den äusseren Angriff mit genügender Schnelligkeit an unmittelbar benachbarten Stellen Druckdifferenzen und Druckschwankungen erzeugt werden. Desshalb übt die sich anschmiegende Leimgallerte keinen Reiz aus, und ein Glasstab, der mit einer Schicht von 10 % Gelatine überzogen ist, wirkt (so lange die Gelatine nass ist und nicht adhärirt) bei kräftigem Reiben weder kitzelnd auf unsere Haut, noch reizauslösend auf die sensibelste Ranke. Mit solchen Gelatinestäben lassen sich demgemäss die Ranken beliebig fassen und biegen, ohne dass eine Reizung erfolgt, und diese ist ebenso vermieden, wenn man die Ranken in Glasschalen legt, die mit einer Gelatineschicht überzogen sind. Das specifische Empfindungsvermögen der Ranke macht es auch begreiflich, dass die Ranke zwar durch die Berührung mit einem jeden festen Körper, durch die Reibung mit einem etwas rauhen Gegenstand aber stärker

---

1) Ewart, l. c. p. 212, 242.

2) Ueber anatom. Verhältnisse vgl. G. Worgitzky, Flora 1887, p. 2; M. Leclerc du Sablon, Annal. d. scienc. naturell. 1887, VII. sér., Bd. 5, p. 5; O. Müller, Cohn's Beitr. z. Biolog. 1887, Bd. 4, p. 97; M. v. Derschau, Einfluss von Contact u. Zug auf rankende Blattstiele 1893; A. Borzi, Rendiconti Academia dei Lincei 1901, V. ser., Bd. 10, p. 395; A. Ewart, Annal. d. jardin botan. d. Buitenzorg 1898, Bd. 15, p. 187; H. Schenck, Beitr. z. Biolog. u. Anatom. d. Lianen 1892, I, p. 146. D. T. Macdougal, Annals of Botany 1896, Bd. 10, p. 394, u. die an diesen Stellen citirte Lit. — Dass die anatomischen Verhältnisse keineswegs die Reizbarkeit und die Vertheilung der Reizbarkeit erkennen lassen, ist besonders von Fitting (l. c. p. 600) gezeigt worden.

3) Näheres bei Pfeffer, Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1885, Bd. I, p. 483. An diesen Stellen sind auch die Objecte genannt, für die Contactreizbarkeit festgestellt wurde. Weiterhin wurde diese Art des Empfindungsvermögens nachgewiesen von Peirce (l. c. p. 66) für Cuscuta und von Ewart (l. c. p. 196, 203) für Reizhaken.

als durch einen sehr glatten Körper gereizt wird. Desshalb üben zwei Ranken, die eine sehr glatte Oberfläche besitzen, nur einen mässigen Contactreiz aufeinander aus, und da zudem die zusammenstossenden Ranken durch die Eigenbewegung ziemlich bald wieder auseinandergezogen werden, so findet man bei den meisten Pflanzenarten nur dann und wann zwei Ranken, die sich fest umschlungen haben[1]). Für die Pflanze ist aber dieses eigenthümliche Empfindungsvermögen sehr wichtig, weil durch dasselbe vermieden ist, dass Regen und Wind eine unnütze Reizbewegung auslösen.

Den verschiedenen Objecten kommt natürlich eine sehr ungleiche Sensibilität zu, die z. B. bei den Fadenranken von Sicyos angulatus, Cyclanthera pedata, Passiflora gracilis besonders hoch ausgebildet ist. So wird die Ranke von Sicyos angulatus noch merklich durch die sanfte Reibung gereizt, die ein Baumwollenfädchen von 0,00025 mgr Gewicht ausübt, das als Reiter der Ranke aufgesetzt ist[2]). Das Empfindungsvermögen dieser Ranke übertrifft also das unserer Haut, die an empfindlichen Stellen die sanften Bewegungen eines solchen Fädchens nicht mehr als Reiz empfindet[3]). Eine Garnschleife von 1—10 mgr Gewicht ruft aber auch bei den weniger empfindlichen Ranken, sowie bei vielen reizbaren Blattstielen eine merkliche Reizung hervor, die bei den Ranken von Vitis indess erst durch einen stärkeren Reiz und bei den von Ewart (l. c. p. 193) untersuchten Reizhaken erst bei einer Belastung mit 100 mgr. merklich wird. Bei den unempfindlicheren Objecten wird die Krümmung, sogar bei kräftiger Reizung, zuweilen erst nach einer oder nach einigen Stunden bemerklich, während an den sensibelsten Ranken schon nach 5—20 Sec. der Beginn der Reaction zu erkennen ist[4]).

Im allgemeinen ist zur Erzielung einer merklichen Reaction eine gewisse zeitliche Dauer des Contactes (der Reibung) nothwendig, die bei sehr sensiblen Ranken soweit verkürzt sein kann, dass schon eine einmalige kräftige Berührung eine schwache Krümmung auslöst. Diese, sowie auch eine etwas stärkere Einkrümmung, wird aber durch die Gegenwirkung des Orthotropismus wiederum ausgeglichen, wenn der Contactreiz nicht fortwirkt[5]). Dabei bleibt die Ranke fortwährend gegen einen neuen Reiz empfindlich, und Ch. Darwin konnte eine Ranke von Passiflora gracilis im Laufe von 54 Stunden 21 Mal bis zur hakenförmigen Einkrümmung reizen und sich jedesmal wieder gerade strecken lassen.

Bei Anwendung einer schwachen, continuirlichen Reizung ist gut zu verfolgen, dass (analog wie bei vielen Reizvorgängen, II, p. 366) die Einkrümmung

---

1) Pfeffer 1885, l. c. p. 495.

2) Näheres bei Pfeffer, l. c. p. 506; Darwin, l. c. p. 110, 131, 405 u. s. w.

3) Die Sensibilitäten sind aus verschiedenen Gründen und schon desshalb nicht exact vergleichbar, weil die Erregung von der Grösse der Druckfläche, der Schnelligkeit des Aufschlages u. s. w. abhängt. Vgl. z. B. M. v. Frey u. F. Kiesow, Zeitschr. f. Psychologie u. Physiologie der Sinnesorgane 1899, Bd. 20, p. 153. — Nach Kemmler (Hermann's Handbuch d. Physiologie 1888, Bd. III, Kap. 2, p. 325) wird an empfindlichen Hautstellen erst durch den sanften Aufschlag von 0,002 mg eine Tastempfindung hervorgerufen.

4) Ch. Darwin, l. c. p. 131 u. s. w.; Pfeffer, l. c. p. 486; O. Müller, l. c. p. 109.

5) Ch. Darwin, l. c. p. 119, 131; H. de Vries, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1873, Bd. I, p. 306; Fitting (l. c. p. 611). Diese Ausgleichung wurde schon beobachtet von Gray, Edinburgh New Philosoph. Journ. 1859, Bd. 10, p. 307.

der Ranke über die Gleichgewichtslage hinausgeht, die fernerhin als Resultante aus der continuirlichen Reizwirkung und dem Orthotropismus eingenommen wird[1]). Kann man auf Grund dieser Thatsache von einer Accommodation der Ranke an den Reiz reden, so ist doch damit unentschieden gelassen, ob der Erfolg durch das allmähliche Erwachen der Gegenreactionen oder durch die Abstumpfung der Sensibilität oder, was am wahrscheinlichsten ist, durch die Combination einiger Factoren erzielt wird. Eine bestimmte Entscheidung ist auch nicht aus der Erfahrung zu entnehmen, dass speciell bei Cuscuta die Inanspruchnahme durch den Contactreiz ein periodisches Erlöschen der Reizbarkeit zur Folge hat (II, p. 418).

Es bedarf also einer gewissen Ueberschreitung der Reizschwelle, um zu bewirken, dass eine Ranke die Stütze völlig umschlingt und so lange umfasst hält, bis die Windungen ausgewachsen und somit fixirt sind. Zur Herbeiführung dieses Erfolges genügt in der Regel der von der Stütze ausgehende Reiz, und zwar bilden die sensiblen und nicht zu dicken Ranken auch um einen dünnen Faden eng anliegende Windungen. Dagegen pflegt z. B. die minder sensible und dickere Ranke von Vitis[2]) nur eine lockere Schleife um eine Stütze zu bilden, deren Durchmesser unter 2—3 mm bleibt, und manche Reizhaken vermögen sich nach Ewart (l. c. p. 214) nicht mehr fest einer Stütze anzuschmiegen, deren Durchmesser weniger als 7 mm beträgt. Mit diesen Eigenschaften steht im Zusammenhang, dass sich eine minder reizbare und weniger einkrümmungsfähige Ranke der Seitenfläche einer flach gedrückten Stütze nicht anlegt, während sich gut reizbare, dünne Ranken selbst einem Blechstreifen allseitig anschmiegen[3]).

Sobald eine Ranke ihre Windungen noch weiter zu verengern strebt, übt sie auf die Stütze einen Druck aus, der das Zusammenpressen eines umschlungenen Blattes bewirkt[4]), und den man auch durch die Verengerung nachweisen kann, den ein einseitig aufgeschnittener Papiercylinder durch die umfassende Ranke erfährt[5]). Dieses Streben nach Verengerung hat ferner zur Folge, dass sich nach der Herausnahme der Stütze der Durchmesser der Windungen verringert. So fand z. B. de Vries (l. c. p. 308), dass eine Kürbisranke, die einen 6 mm dicken Stab in 5½ Windungen umschlungen hatte, nach dem Entfernen des Stabes 8 engere Windungen bildete.

Berührt man eine Ranke an einem Punkte, so tritt zwar an diesem die stärkste Einkrümmung ein, jedoch wird der Krümmungsreiz nach beiden Seiten merklich fortgepflanzt und zwar bei den sensibelsten Ranken auf eine Entfernung von 5—10 mm[6]). Indem durch diese Krümmungsbewegungen fortwährend

---

1) Pfeffer, l. c. p. 507; Ch. Darwin l. c. p. 132.

2) Sachs, Lehrb. d. Bot. IV. Aufl., p. 872; de Vries, l. c. p. 307.

3) H. Mohl, Ranken- u. Schlingpflanzen 1827, p. 82.

4) H. Mohl, l. c. p. 63. — Ueber Schlingpflanzen vgl. II, p. 409.

5) H. de Vries, l. c. p. 307. — Vgl. auch Macdougal, Ber. d. bot. Gesellsch. 1896, p. 153.

6) H. de Vries, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1873, Bd. I, p. 304; Pfeffer, Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1885, Bd. I, p. 509; Fitting, l. c. — Ueber Blattstielkletterer vgl. M. v. Derschau, Einfluss von Contact u. Zug auf rankende Blattstiele 1893, p. 13.

die acropetal anschliessenden Rankentheile mit der Stütze in Berührung gebracht werden, wird erzielt, dass sich der ganze Spitzentheil der Ranke um die Stütze windet. Dasselbe Bestreben macht sich aber auch basipetal geltend, jedoch wird das Aufwinden in dieser Richtung durch den mechanischen Zug verhindert, dem der zwischen der Stütze und der Pflanze ausgespannte Rankentheil ausgesetzt ist. In der That bilden sich einige Windungen in basipetaler Richtung, wenn man, wie es de Vries (l. c. p. 304) that, die Ranke um eine leichte, festgehaltene Papierhülse schlingen lässt, die dann, nachdem sie freigemacht ist, durch die basipetal entstehenden Windungen näher an den Pflanzenspross herangezogen wird.

Weil das Umschlingen durch die Contactreizung verursacht wird, vermögen die Ranken ebensowohl eine horizontale, als auch eine verticale Stütze zu umfassen. Ebenso sind die Ranken im Stande aufwärts und abwärts, sowie rechts und links zu winden, und demgemäss können zwei Ranken derselben Pflanze eine verschiedene Windungsrichtung einhalten[1]. Gewöhnlich besitzen die Windungen eine geringe Neigung, doch kommen sie der Regel nach dicht nebeneinander, aber nicht übereinander zu liegen. Es ist übrigens einleuchtend, dass eine Ranke um eine zu dicke Stütze nicht windet[2]. Denn wenn der gereizte Rankentheil die Stange nicht genügend zu umfassen vermag, so wird die nach weiterer Einkrümmung strebende Ranke von der Stütze abgleiten und sich vor dieser zu einer Spirale einrollen.

Durch den Contact, bezw. durch das Erfassen der Stütze werden zum Theil auch anderweitige Reizungen ausgelöst, die sich durch die Beschleunigung der Einrollung (II, p. 426), durch eine Verstärkung der Organe (II, p. 416) oder durch eine besondere Productionsthätigkeit (II, p. 417) bemerklich machen. In diesen und anderen Fällen wird immer im näheren zu entscheiden sein, ob der Erfolg (direct oder indirect) durch die Contactreizung oder durch die mechanische Inanspruchnahme der an der Stütze fixirten Ranke verursacht wird. Factisch ist dieses nicht so leicht zu entscheiden, da durch die mechanische Inanspruchnahme der Druck an der Contactstelle und somit die von der Contactreizung abhängigen Vorgänge gesteigert werden, und da ferner der Erfolg aus der Combination von Contactreiz und Zugreiz[3]) resultiren kann.

---

1) Vgl. auch de Vries, l. c. p. 307.
2) H. Mohl, l. c. p. 80, 142.

3) Die Behauptung Hegler's, dass, wie in diesem Bd. II, p. 148 mitgetheilt wurde, durch den Zugreiz eine sehr ansehnliche Erhöhung der Tragfähigkeit veranlasst werde, ist nicht zutreffend. Denn Ball (Jahrb. f. wiss. Bot. 1903, Bd. 39, p. 305) vermochte in Experimenten, die unter denselben Bedingungen und z. Th. mit denselben Pflanzen angestellt wurden, wie die Versuche Hegler's, in keinem Falle eine ansehnliche Steigerung der Zugfestigkeit zu erzielen. In einer Anmerkung zur Arbeit Ball's habe ich bereits meinem Bedauern Ausdruck gegeben, dass ich leider durch die mir vorgelegten und vordemonstrirten Angaben Hegler's getäuscht und in einer vorläufigen Mittheilung zur Publikation einer falschen Behauptung veranlasst wurde. — Es ist natürlich nicht ausgeschlossen, dass bestimmte Pflanzen positiv reagiren,

Die II, p. 414 besprochene Einrollung der Ranken tritt thatsächlich auch bei den freibleibenden Ranken ein, wird indess durch das Erfassen einer Stütze in einem specifisch verschiedenen Grade beschleunigt. Diese Beschleunigung geht z. B. nach Darwin (l. c. p. 124) bei den Ranken von Passiflora quadrangularis so weit, dass eine fassende Ranke sich in 2 Tagen ungefähr so weit einrollt, als eine freie Ranke in 12 Tagen. Uebrigens tritt bei den Ranken von Vitis vinifera, Ampelopsis quinquefolia (Fig. 45, p. 417) und von verschiedenen Cissus-Arten die Einrollung nur dann ein, wenn eine Stütze gefasst wird[1]).

Da das Einrollen der freien Ranken sich erst einstellt, wenn das Längenwachsthum auf ein Minimum zurückgegangen ist[2]), so dürfte die Beschleunigung der Einrollung durch den dauernden Contactreiz wohl damit zusammenhängen, dass dieser schliesslich eine sehr starke Hemmung des Wachsthums hervorruft[3]), also frühzeitig die Entwickelungsperiode herbeiführt, in der da Einrollen eintritt. Vermuthlich wird dieser Erfolg in erster Linie durch die Contactreizung, d.h. durch die von dieser ausgehenden correlativen Reizwirkungen veranlasst, also nicht durch die directe Reizwirkung des mechanischen Zuges, der zudem, wenigstens in der Regel, das Längenwachsthum wohl transitorisch hemmt, aber im ganzen befördert (II, p. 149). Als eine nothwendige Folge der bestehenden physikalischen Bedingungen ergiebt sich aber, dass die freie Ranke eine homodrome Spirale, das zwischen Stütze und Pflanze ausgespannte Rankenstück dagegen antidrome Windungen mit einem oder einigen Wendepunkten bildet (Fig. 40 b u. c, p. 413)[4]). Denn dieses Resultat wird ebenso erzielt, wenn man einen Längsstreifen aus dem Blüthenschaft von Taraxacum[5]), der sich spiralig einzurollen strebt, an beiden Enden festhält, oder wenn man an einem an der Wand befestigten Tau durch die entsprechende Drehung des freien Endes Windungen erzeugt.

Ohne Frage werden durch den Contactreiz die Production der Haftballen und Haustorien (Ampelopsis, Cuscuta etc., II, p. 417), sowie die Verdickung der Reizhaken (II, p. 415) und der Fasspunkte der Blattstielkletterer (II, p. 415) veranlasst. Dass bei den letzteren auch eine Verstärkung des zwischen Fasspunkt und Stütze liegenden Theiles des Blattstiels durch den Contactreiz ausgelöst wird, geht aus den Versuchen von Derschau's[6]) hervor. Denn dieser beobachtete die fragliche Verstärkung auch dann, als dem Blattstiel als Stütze ein kleines Stück Schilfrohr geboten war, das nach dem Erfassen sofort losgelassen wurde, und das nunmehr in Folge seines geringen Gewichts nur einen so unbedeutenden Zug ausübte, dass dieser practisch nicht in Betracht kam. Allerdings fiel unter diesen Umständen die Verstärkung etwas geringer aus, als bei Blattstielen

---

jedoch wird erst durch nähere Untersuchungen zu entscheiden sein, ob etwa bei den Ranken die Erhöhung der Zugfestigkeit durch den Zugreiz oder durch andere Anstösse veranlasst wird.

1) Ch. Darwin, l. c. p. 125; v. Lengerken, Botan. Zeitung 1885, p. 360; Schenck, l. c. p. 145.

2) H. Fitting, Jahrb. f. wiss. Bot. 1903, Bd. 38, p. 550. — Diese Einrollung ist mit einer nochmaligen, mässigen Beschleunigung des Wachsthums verknüpft.

3) H. Fitting, l. c. p. 608.

4) Schon richtig gedeutet von Mohl, l. c. p. 79 und Ch. Darwin, l. c. p. 127.

5) Noll, Flora 1899, p. 388.

6) M. v. Derschau, l. c. p. 30.

die eine feststehende Stütze erfasst hatten und somit durch mechanische Zugwirkung in erhöhtem Maasse in Anspruch genommen waren. Ob indess die Verstärkung durch die directe Reizwirkung dieses Zuges oder dadurch hervorgerufen wurde, dass durch die gesteigerte mechanische Inanspruchnahme[1]) die Contactreizung und die von dieser abhängigen Processe gesteigert wurden, ist noch nicht aufgeklärt.

Diese Fragen sind auch noch nicht in Bezug auf die II, p. 416 erwähnte Verdickung der Ranken von Amphilobium und Bauhinia, sowie in Bezug auf die Ranken von Cucurbita, Passiflora etc. entschieden, die dann, wenn sie als Kletterorgane functioniren, nach Worgitzky[2]) eine 2—12 mal höhere Tragfähigkeit erlangen, als diejenigen Ranken, die nicht fassten. Ferner ist auch noch nicht sicher gestellt, ob der Contactreiz oder die mechanische Inanspruchnahme durch Zug (bezw. beide) die Ursachen sind, dass bei manchen Pflanzen die Ranken (oder Rankenäste) verkümmern und absterben, wenn sie keine Stütze erfassten. Ein solches Verhalten wurde von Ch. Darwin[3]) an der Ranke von Ampelopsis quinquefolia und Bignonia Tweedyana, von O. Müller[4]) an der Ranke von Cyclanthera pedata, von Ewart[5]) an Dalbergia, von Leclerc du Sablon[6]) an der nicht fassenden Blattspitze von Flagellaria indica beobachtet. Uebrigens bringen es die Wechselwirkungen in dem selbstregulatorischen Getriebe vielfach mit sich, dass die Ausbildung und Fortbildung von Organen durch die Inanspruchnahme gefördert, durch den Mangel der normalen Inanspruchnahme aber benachtheiligt wird (II, p. 199, 203 etc.).

§ 88. Die Veränderung der Wachsthumsthätigkeit der Ranken durch den Contactreiz und die Krümmungsmechanik.

Da die hier behandelten Reizerfolge durch die entsprechende Lenkung der Wachsthumsthätigkeit erzielt werden, so sind nur Organe und Organtheile reactionsfähig, die noch wachsthumfähig sind, oder deren Wachsthumsthätigkeit durch den Contactreiz von neuem angeregt wird. Es gilt dieses nicht nur für Krümmungsbewegungen der Ranken (II, p. 413), sondern auch für die Entstehung der Haftscheiben und Haustorien (II, p. 417), die ebenso wie die gereizten Partien der Blattstielkletterer (II, p. 415) Beispiele dafür sind, dass durch den Contactreiz

1) Diese kann durch Steigerung des Reizes fördernd oder bei höherer Druckwirkung mechanisch hemmend wirken. Vgl. Bd. II, p. 144, sowie M. v. Derschau. l. c. p. 33; Ewart, l. c. p. 189, 140.

2) G. Worgitzky, Flora 1887, p. 40. — Ueber die Verstärkung bei Hakenkletterern siehe A. Ewart, Annals of Botany 1898, Bd. 15, p. 194, 208. — Ueber die Zugwirkungen, denen Ranken ausgesetzt sind, vgl. auch Macdougal, Bericht. d. botan. Gesellsch. 1896, p. 153.

3) Ch. Darwin, l. c. p. 69, 113, 355; v. Lengerken, l. c. p. 360.

4) O. Müller, Cohn's Beitr. z. Biologie 1887, Bd. 4, p. 108.

5) Ewart, l. c. p. 228.

6) Leclerc du Sablon, Annal. d. scienc. naturell. 1887, VII. sér., Bd. 5, p. 28. — Bei Nepenthes soll durch das Fassen des rankenden Blatttheils die Ausbildung der Kanne begünstigt werden. Vgl. Goebel, Pflanzenbiolog. Schilderungen 1891, II, p. 98. — Ueber den Einfluss des Fassens auf typische Windepflanzen siehe Bd. II, p. 404.

eine Productionsthätigkeit und eine Förderung des Wachsthums angeregt werden (vgl. II, § 37).

Auch bei der Reizkrümmung der Fadenranken wird nach Fitting[1]) das Wachsthum zwar nur vorübergehend (d. h. während der Reaction), aber sehr erheblich beschleunigt. Diese Steigerung ist besonders ansehnlich bei einer schnell verlaufenden Einkrümmung, bei der die Mittellinie nicht selten 20 bis 100 mal, die convex werdende Flanke also 40—200 mal schneller wächst, als während der vorausgegangenen und nachfolgenden, actionsfreien Zeit. Nach einer vorübergehenden Berührung beginnt dann etwas später in der concaven Unterseite, die sich während der Einkrümmung nicht oder sehr wenig verkürzte, eine zwar nicht so auffällige, aber doch immerhin sehr ansehnliche Wachsthumsbeschleunigung, durch welche die Ranke, deren Oberseite sich jetzt nicht verlängert, allmählich wiederum in die Ausgangslage zurückgeführt wird. Ein derartiges Resultat wurde von Fitting in allen Fällen, also sowohl mit allseitig und einseitig reizbaren, als auch mit schnell und langsam wachsenden und reagierenden Ranken erhalten[2]).

Zur besseren Veranschaulichung der mit der Krümmungsbewegung verknüpften Zuwachsverhältnisse der Oberseite und der Unterseite, aus denen sich das Wachs-

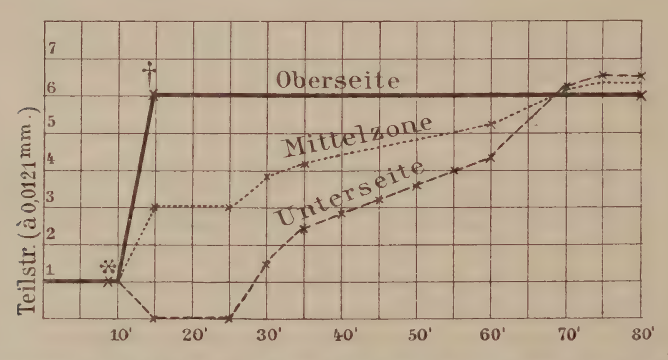


Fig. 47. Pilogyne suavis nach Fitting. Der Abstand der Marken betrug etwas mehr als 100 Theilstriche, doch wurden die auf 100 Theilstriche berechneten Zuwachswerthe zur Construction der Curve benutzt.

thum der Mittelzone und jeder anderen Zone ableiten lässt, sind in Fig. 47 die Resultate dargestellt, welche bei einer 100 mm langen Ranke von Pilogyne suavis

1) Auf den in meinem Institute ausgeführten Untersuchungen H. Fitting's, die inzwischen in den Bericht. d. Botan. Gesellsch. 1902, p. 373 und ausführlich in den Jahrb. f. wiss. Bot. 1903, Bd. 38, p. 545 publicirt wurden, basirt in der Hauptsache die obige Darstellung. In der ausführlichen Arbeit Fitting's (l. c. p. 545) ist auch mitgetheilt, dass schon zuvor Herr W. Ockel Studien über die Krümmungsmechanik der Ranken begonnen hatte, die leider durch einen frühzeitigen Tod Ockel's ihr Ende fanden.

2) J. Trzebinski (Bullet. d. l'Académ. d. Cracovie 1902, p. 123) beobachtete bei Berührung des jungen Sporangiums, sowie der Spitze des Sporangiumträgers von Phycomyces nitens sowohl Beschleunigung wie Hemmung des Wachsthums. Aus den Mittheilungen dieses Forschers ist aber nicht zu ersehen, ob etwa allseitige und einseitige Berührung verschieden wirken.

durch die mikrometrische Messung an Marken [1]) gewonnen wurden, die sich in der zu reizenden Zone, 20 mm von der Spitze entfernt, auf der Ober- und Unterseite befanden. An diesen Marken war vor der Reizung während 20 Min. (nur 10 Min. sind in der Figur aufgenommen) eine Vergrösserung des Abstands nicht zu bemerken. Infolge der Reizung, die in dem durch * bezeichneten Zeitpunkt durch eine vorübergehende Reibung der Versuchsstelle ausgeführt wurde, führte die Ranke im Laufe von 5 Min. eine Krümmung bis zu 5 mm Radius aus und erfuhr in dieser Zeit die aus der Fig. 47 ersichtliche, gewaltige Wachsthumsbeschleunigung der Oberseite. Die halbe Summe der jeweiligen beiderseitigen Zuwachse ergiebt das in Fig. 47 eingetragene Wachsthum der Mittelzone. Uebrigens wurde ein analoger Verlauf dieser Curve auch bei directen Messungen gefunden, die an Marken ausgeführt wurden, welche an der Seitenflanke angebracht waren.

Mögen nun diese Reactionen (wie nicht anders zu erwarten) durch eine verwickelte Kette von directen und indirecten Auslösungen und Actionen zu Stande kommen, so sind sie doch in jedem Falle als Erfolge anzusprechen, die durch den Contactreiz und vermöge der Contactreizbarkeit ausgelöst werden. Diese Causalbetrachtung bleibt auch zu vollem Rechte bestehen, wenn der Wiederausgleich der Krümmung (die rückläufige Bewegung) nicht direct durch den Contactreiz, sondern durch die Actionen und Bedingungen veranlasst werden sollte, die indirect durch den Contactreiz ausgelöst und geschaffen werden [2]).

Eine bestimmte Entscheidung ist u. a. nicht daraus zu entnehmen, dass nach Fitting (l. c. p. 588) die Wachsthumsbeschleunigungen und die diesen entsprechenden Krümmungsbestrebungen in derselben Weise und Reihenfolge (vgl. Fig. 47) auch dann ausgelöst und activirt werden, wenn der festgehaltenen Ranke die Einkrümmung mechanisch unmöglich gemacht ist. Denn wenn hieraus folgt, dass zum Zustandekommen der auf die rückläufigen Bewegungen hinarbeitenden Wachsthumsthätigkeit die Realisirung der Einkrümmung nicht nothwendig ist, so ist doch damit nicht ausgeschlossen, dass der Anstoss für die Ausgleichthätigkeit durch die Modification der Spannungsverhältnisse geschaffen wird. Denn in Folge der Wachsthumsbeschleunigung der Oberseite werden die Gewebe der Unterseite (die bei der Realisirung der Reizkrümmung nicht oder etwas comprimirt werden) in Zugspannung versetzt, wie sich daraus ergiebt, dass sich die soeben gereizte Ranke beim Loslassen sofort concav nach der Unterseite einkrümmt.

Ohne Frage wird aber auch bei der Ranke durch die Störung des Gleichgewichts eine auf die Ausgleichung der Störung hinarbeitende Thätigkeit erweckt (II, p. 365; § 119). Dieses giebt sich thatsächlich darin kund, dass eine plastische Krümmung, die man der Ranke ohne eine thigmotropische Reizung aufdrängt, und zwar unter Zuhilfenahme einer transitorischen Wachsthumsbeschleunigung, ausgeglichen wird (Fitting, l. c. p. 557, 582). Desshalb ist aber immer noch möglich, dass bei einer Contactreizung auch durch irgend eine

---

1) Vgl. diesen Bd. II, p. 377. Näheres über die Methodik ist bei Fitting nachzusehen.

2) Dasselbe gilt für die photonastischen und thermonastischen Bewegungen, bei welchen z. Th. in analoger Weise durch den Wechsel des Lichtes oder der Temperatur eine transitorische Wachsthumsbeschleunigung ausgelöst wird (vgl. II, § 103, 104).

andersartige Reizverkettung, also unabhängig von Spannungsverhältnissen etc., bewirkt wird, dass in der Unterseite der Ranke nach einer gewissen Zeit eine beschleunigte Wachsthumsthätigkeit aufgenommen wird.

Ohnehin handelt es sich bei den Ranken um sehr verwickelte Reizverhältnisse. Denn es ist schon eine besondere Reizverkettung und dirigirende Reizleitung[1]) nöthig, um zu erzielen, dass sowohl bei den radiären, wie bei den physiologisch dorsiventralen Ranken die beschleunigte Wachsthumsthätigkeit nicht in der berührten, sondern gerade in der gegenüberliegenden Flanke ausgelöst wird (vgl. II, § 127, 129). Zudem tritt, wie Fitting (l. c. p. 582) fand, keine Reaction ein, wenn die Ranke an zwei opponirten Punkten (oder ringsum) annähernd gleichstark gerieben wird. Unter diesen Umständen unterbleibt nämlich auch bei dorsiventalen Ranken die Krümmung. Dass aber auch bei den radiären Ranken keine Action ausgelöst wird, ergiebt sich daraus, dass selbst bei starker zweiseitiger oder allseitiger Reibung keine Wachsthumsbeschleunigung erweckt wird, die sich auch bei diesen Ranken einstellt, wenn nur einseitig gereizt, die Ausführung der angestrebten Krümmungsbewegung aber mechanisch unmöglich gemacht wird.

Da sich aber aus verschiedenen, hier nicht näher zu erörternden Erfahrungen ableiten lässt, dass die thigmotropische Perception fortbesteht, so müssen also die durch die antagonistischen Reize erweckten Processe derartig zusammenwirken, dass es nicht zur Auslösung einer Action kommt (vgl. II, § 120, 124; Fitting, l. c. p. 609). Eine Reizbarkeit, durch welche diese Compensation erzielt wird, besitzt somit auch die Oberseite der physiologisch dorsiventralen Ranken, die nicht im Stande ist bei alleiniger Reizung eine Krümmungsreaction auszulösen. Dabei stimmt das Empfindungsvermögen der Oberseite insofern mit dem der Unterseite überein, als die besagte Compensation bei der Reibung der Oberseite mit einem festen Körper, aber nicht bei der Reibung mit feuchter Gelatine eintritt (vgl. II, p. 422; Fitting, l. c. p. 564).

Die besprochenen Vorgänge gehören zu den mannigfachen, wechselseitigen Beeinflussungen von Reizen, die wir später behandeln werden (II, § 121, 122). Vermuthlich wird in diesem Falle die Compensation schon im sensorischen Theil eintreten, so dass die Auslösung der motorischen Thätigkeit gar nicht angestrebt wird. Allerdings ist zur Zeit nicht sichergestellt, ob dem so ist, oder ob etwa die Reaction desshalb unterbleibt, weil zwar die sensorischen Processe sich nebeneinander abspielen, die Activirung der motorischen Thätigkeit aber durch die Ausschaltung eines Bindegliedes, oder (was in diesem Falle unwahrscheinlich ist) durch die Lahmlegung der motorischen Befähigung unmöglich gemacht wird. Die von Fitting (l. c. p. 562) constatirte Thatsache, dass durch die Reibung der Oberseite einer dorsiventralen Ranke auch die durch eine Temperaturschwankung (II, § 99) und die durch die Decapitation der Rankenspitze ausgelösten Krümmungsbewegungen sistirt werden, dürfte im Verein mit weiteren Studien eine gewisse Aufklärung der angedeuteten Probleme ermöglichen. Da diese sistirende Wirkung, ebenso wie die bewegungsauslösende, nur wenig über das Contactgebiet hinausgreift (Fitting, l. c. p. 551), so lässt sich durch die localisirte Reibung der Oberseite erreichen, dass nur dieses

---

1) Ueber Reizleitung vgl. II, § 120.

Stück der Ranke gerade bleibt, während der übrige Theil die thigmotropische, thermonastische oder traumatropische Krümmung ausführt.

Nachdem wir den Erfolg einer transitorischen Berührung behandelt haben, müssen wir uns noch dem anhaltenden Contact zuwenden, durch den bekanntlich bewirkt wird, dass die Stütze umschlungen bleibt, dass also die Einkrümmung nicht wieder ausgeglichen wird. Darin besteht demgemäss ein Unterschied, während die Umschlingung der Stütze durch dieselben Reactionsvorgänge erzielt wird, die zunächst durch eine transitorische Reizung ausgelöst werden (Fitting, l. c. p. 609). Da aber nach Fitting bei continuirlichem Contact das Wachsthum des fassenden Theils der Ranke sehr bald gänzlich eingestellt wird, da also unter diesen Umständen die Wachsthumsbeschleunigung der Unterseite ausfällt, die mit der Ausgleichung der Reizkrümmung verknüpft ist, so müssen durch den dauernden Contactreiz die Actionen bezw. die Reize sistirt werden, die auf die Ausgleichung der Krümmung hinarbeiten. Es ist aber ersichtlich, dass dieses Resultat wiederum nur durch eine complicirte wechselseitige Reizverkettung erreicht werden kann, dass also auch die Rückregulation durchaus kein einfaches Problem ist.

Das soeben Gesagte gilt aber nur für den Fall, dass die Ranke dauernd einer energischen Contactreizung ausgesetzt ist, dass also dieserhalb auch keine Abhebung von der Stütze eintritt. Factisch stellt sich aber in Folge der Gegenreaction, Accommodation etc. (II, p. 424) selbst bei sensiblen Ranken häufig eine gewisse, partielle Abhebung von der Stütze ein. Indem dann die freien Partieen gelegentlich immer wieder mit der Stütze in Berührung kommen und hierdurch von neuem gereizt und zu einer Einkrümmung und Wachsthumsbeschleunigung veranlasst werden, wird factisch das Wachsthum noch einige Zeit fortgesetzt. Auf diese Weise, und in Verbindung mit dem Krümmungsbestreben der der Stütze benachbarten, freien Partie der Ranke (II, p. 425), gelingt es der Ranke durch Umkriechen der Stütze die Anzahl der Windungen zu vermehren, wie das bereits von Ch. Darwin (l. c. p. 102) beobachtet wurde. (Vgl. Fitting, l. c. p. 606.)

Die Wachsthumsoperationen, durch welche die Reizbewegungen der Ranken vermittelt werden, wurden, wie schon bemerkt (II, p. 428), erst durch die Untersuchungen Fitting's aufgeklärt. Aus den mitgetheilten Versuchsresultaten ergiebt sich aber ohne weiteres, dass die Einkrümmung nicht, wie es irrigerweise einige Forscher[1]) annahmen, durch eine active Contraction der concav werdenden Flanke herbeigeführt wird. Gegen eine solche Auffasssung sprachen übrigens im allgemeinen schon die Messungen von de Vries[2]), die indess bei der angewandten Methode keine grosse Genauigkeit erreichten, und die ausserdem die Wachsthumsbeschleunigung während der Krümmung desshalb nicht anzeigen konnten, weil die Messung erst einige Zeit nach der Vollendung der Krümmung vorgenommen wurde.

Irrig ist indess die Ansicht von de Vries[3]), nach der, wie in vielen anderen

1) Ch. Darwin, Die Bewegungen und Lebensweise d. kletternden Pflanzen 1876, p. 138; D. T. Macdougal, Bericht. d. botan. Gesellsch. 1896, p. 151, Annals of Botany 1896, Bd. 10, p. 399, Torrey Botanical Club 1898, Bd. 25, p. 69. Vgl. Fitting, l. c. p. 565.

2) H. de Vries, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1873, Bd. 1, p. 309.

3) H. de Vries, Bot. Ztg. 1879, p. 835; Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, p. 509. Eine ähnliche Auffassung z. B. bei Leclerc du Sablon, Annal. d. scienc. naturell. 1887,

Fällen, die Contactreizung eine Turgorsteigerung in der convexwerdenden Hälfte veranlassen soll, durch die eine zunächst elastische, erst weiterhin durch Wachsthum fixirte Verlängerung der Zellhäute erfolge. Denn schon die directen Beobachtungen können keinen Zweifel lassen, dass die Reizkrümmung der Ranken durch wirkliches Wachsen vollbracht wird. Demgemäss wird die realisirte Krümmung bei plötzlichem Tödten durch Eintauchen in heisses Wasser nicht mehr verändert, als es auch bei der Tödtung anderer gekrümmter Organe in Folge der Ausgleichung von Spannungen etc. geschieht[1]. Der partielle Rückgang der Reizkrümmung nach dem Einlegen in Salzlösungen wird aber von de Vries (1880, l. c. p. 511) mit Unrecht als ein schlagendes Argument für seine Auffassung angesehen. Denn factisch dringen die Salze so langsam ein, dass die Plasmolyse erst nach einigen Stunden eintritt, so dass die Ranken nach dem Einlegen in die Salzlösung zunächst noch wachsen und durch ihre Wachsthumsthätigkeit die Reizkrümmung ganz oder theilweise ausgleichen können[2].

Wie das Wachsthum der Ranken vor und während der Krümmungsthätigkeit im näheren ausgeführt wird, ist in diesem, wie in den meisten Fällen unbekannt (vgl. II, § 8, 9, p. 374). Aus der Thatsache, dass die Zellwand der Ranken verhältnissmässig leicht über die Elasticitätsgrenze gedehnt wird[3], folgt natürlich noch nicht, dass sie plastisch wachsen muss (vgl. II, p. 30). In jedem Falle müsste aber auch bei den Ranken die plastische Verlängerung der Zellwand durch eine erweichende und vorbereitende physiologische Thätigkeit ermöglicht werden, da die Wachsthumskrümmung durch die Entziehung des Sauerstoffs zum Stillstand gebracht wird (II, p. 31 und § 105). Diese Regulation ist also auch dann nöthig, wenn durch die Reizung eine Turgorsteigerung veranlasst werden sollte. Eine solche Steigerung ist aber nicht nothwendig und auch nicht erwiesen. Denn die positive Annahme von de Vries ist auf irrige Voraussetzungen und Interpretationen in Bezug auf die Vorgänge an Ranken und in Bezug auf die Wachsthumsmechanik gegründet (vgl. II, § 8, 9, p. 374). Uebrigens wird eine Wachsthumsschnelligkeit, wie sie bei der Einkrümmung der Ranken in Anwendung kommt, auch in verschiedenen anderen Fällen gefunden (I, § 5).

In historischer Hinsicht sei bemerkt, dass eine eingehendere Kenntniss der Rankenthätigkeit erst mit den 1827 erschienenen Arbeiten Palm's und namentlich Mohl's beginnt. Letzterer entdeckte z. B. die Contactreizbarkeit und erkannte die Beschleunigung der schraubigen Einrollen an dem nicht fassenden Theil, sah aber irrigerweise auch das Winden als einen Erfolg der Contactreizung an (vgl. II, p. 402 Anm.). Nachdem Dutrochet[4] einige Beiträge geliefert hatte, wurde die Kenntniss der Rankengewächse besonders durch Ch. Darwin (l. c. 1876) erweitert. Weitere Förderungen verdanken wir de Vries und den anderen citirten Forschern. Von mir wurde fernerhin (l. c. 1885) das Wesen der Sensibilität aufgeklärt, die der thigmotropischen Reizbarkeit zu Grunde liegt. In jüngster Zeit hat dann Fitting (l. c.) die Mechanik der Wachsthumskrümmung und eine Anzahl der mit dieser zusammenhängenden Fragen näher verfolgt und aufgehellt.

VII. sér., Bd. 25, p. 38. — In analoger Weise suchte de Vries, ohne zureichenden Grund, auch die Modification der Zuwachsbewegung bei anderen Bewegungsvorgängen zu erklären. Vgl. II, § 8; § 129. Siehe auch p. 372.

1) Fitting, l. c. p. 598.

2) Fitting, l. c. p. 595. An dieser Stelle ist auch die anderweitige Literatur citirt.

3) Pfeffer, Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1885, Bd. 1, p. 489. Vgl. Bd. II, p. 64.

4) Dutrochet, Annal. d. scienc. naturell. 1844, III. sér., Bd. 2, p. 156.

Abschnitt III.

Krümmungsbewegungen durch mechanische und chemische Reizungen.

§ 89. Allgemeines über Stoss- und Tastreizungen.

Durch Druck, Stoss, Erschütterung, überhaupt durch mechanische Anstösse werden vielfach Krümmungsbewegungen und z. B. auch die auffälligen Variationsbewegungen ausgelöst, die bei Mimoseen, Papilionaceen, Oxalideen in den Be-



Fig. 48. Mimosa pudica. Das Blatt *A* befindet sich in reizempfänglicher, das Blatt *B* in gereizter Stellung. *p* das primäre Gelenke, *s* die secundären Gelenke an der Basis der Fiederstrahlen.

wegungsgelenken der Blätter und Blättchen ausgeführt werden (vgl. Fig. 32, p. 371 und Fig. 48, 49). Besonders schnell verläuft bekanntlich diese Reizreaction bei den Blättern von Mimosa pudica, Spegazzinii, Desmanthus plenus

u. s. w., welche bei einer allgemeinen Erschütterung durch die Senkung des primären Blattstieles, durch das Zusammenschlagen der Blättchen und durch die gegenseitige Annäherung der secundären Blattstiele plötzlich aus der reizempfänglichen Stellung (*A* in Fig. 48) in die gereizte Stellung (*B* in Fig. 48 übergehen. Wird aber nur ein einzelnes Gelenk durch directe Berührung gereizt, so tritt zunächst nur in diesem die Bewegung ein, die sich, z. B. nach dem Einschneiden eines Blättchens, allmählich auf die übrigen Blättchen des Fiederstrahles und endlich auf das primäre Gelenk u. s. w. fortpflanzt (vgl. II, § 95). Sehr schnell reagiren u. a. auch die Blättchen von Biophytum sensitivum, während es wiederholter, kräftiger Erschütterungen bedarf, um die völlige Senkung der Blättchen von Oxalis acetosella herbeizuführen (Fig. 49). Eine noch geringere Reizbarkeit besitzen die Blättchen des Fiederblattes von Robinia

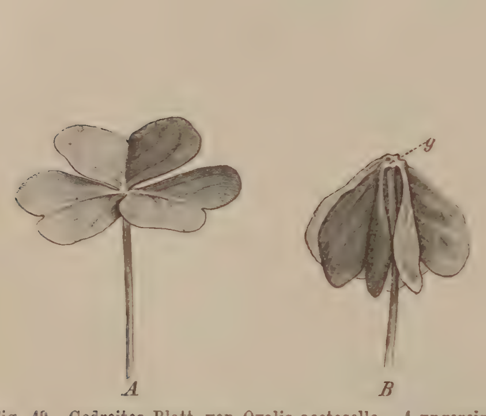


Fig. 49. Gedreites Blatt von Oxalis acetosella. *A* ungereizt; *B* nach wiederholter kräftiger Reizung. Die Gelenke befinden sich bei *g*.

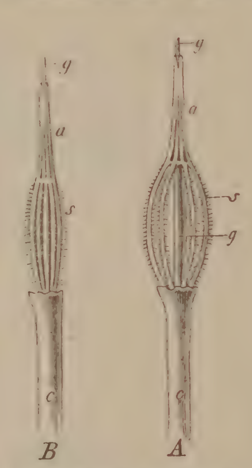


Fig. 50. **Durch Entfernen der Corolle von Centaurea jacea sind die Staubfäden frei gelegt, die in *A* im reizempfänglichen, in *B* im contrahirten Zustand vergrössert dargestellt sind.** *c* **Corollenröhre;** *s* **Staubfäden;** *a* **Antherenröhre;** *g* **Griffel.**

pseudacacia, und die Blättchen von Acacia lophantha werden durch die kräftigste Reizung nur zu einer geringen Bewegung veranlasst (vgl. II, § 90).

In einem sehr verschiedenen Grade ist auch die Reactionsfähigkeit in den Staubfäden der Cynareen ausgebildet, unter denen z. B. die Staubfäden von Centaurea jacea und Cynara scolymus bei Berührung plötzlich zusammenzucken und sich hierbei um 10—30 Procent verkürzen. Bei der gleichsinnigen Reizbewegung der 5 Staubfäden (s. Fig. 50) wird demgemäss, durch das Herabziehen der durch die Verwachsung der Staubbeutel gebildeten Röhre (*a*), ein weiteres Hervortreten des Griffels (*g*) bewirkt. Besteht in diesem Falle die ausgelöste Reaction, wie bei dem gereizten Muskel, in einer plötzlichen Verkürzung, so kann doch durch die entsprechende Verkettung der activen Gewebe mit anderen Elementen ein System hergestellt werden, das bei der Reizung eine Krümmung ausführt, wie das bei den Bewegungsgelenken der Mimosa u. s. w. der Fall ist (II, p. 371).

Natürlich muss die active Zone nicht gerade eine besondere (gelenkartige) Form besitzen, die z. B. bei den reizbaren Staubfäden der Berberideen (Fig. 51),

Cistineen, Sparmannia, sowie bei den Narben von Mimulus (Fig. 52), Martynia, Bignonia, also bei Objecten nicht ausgebildet ist, in denen durch eine Berührung eine schnelle Krümmungsbewegung ausgelöst wird. Ferner wird das Zusammen-



Fig. 51. Eine Blüthe von Berberis vulgaris nach Entfernung der vorderen Blumenblätter und Staubgefässe (vergrössert). — Das Staubgefäss *a* befindet sich im ungereizten Zustand und wird durch eine Berührung veranlasst in die Lage des Staubgefässes *b* zu schnellen, also an den Griffel *g* anzuschlagen.

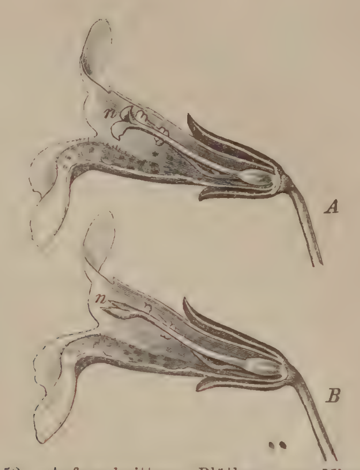


Fig. 52. Aufgeschnittene Blüthen von Mimulus luteus. In *A* befindet sich die Narbe *n* im ungereizten, in *B* im gereizten Zustand.

schlagen des durch Berührung gereizten Blattes von Dionaea muscipula (Fig. 53) und Aldrovandia in der Mittelrippe, unter activer Mitwirkung der Lamina ausgeführt.

Während bei den genannten Pflanzen die bewegungsthätigen Organe zu-

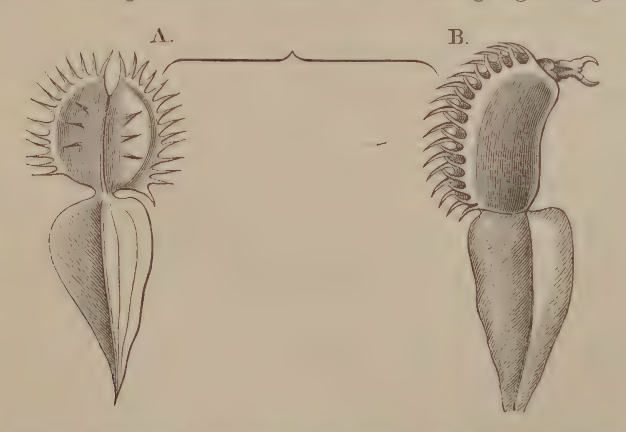


Fig. 53. Blatt von Dionaea muscipula, *A* im ungereizten Zustand. Auf jeder Blatthälfte sind die drei reizempfänglichen Haare sichtbar. *B* in dem zusammengeschlagenen Blatte ist ein Ohrwurm gefangen.

gleich befähigt sind, den Berührungsreiz zu percipiren, ist dieses nicht der Fall bei Masdevallia muscosa. Denn nach Oliver[1]) lässt sich die Reizbewegung des Labellums der Blüthe nicht durch die Berührung des Bewegungsgelenkes,

1) F. W. Oliver, Annals of Botany 1888, Bd. I, p. 244.

sondern nur durch die Reizung einer benachbarten Partie der Blüthenlippe auslösen.

Die obengenannten sowie die in II, § 90—92 zu nennenden Pflanzen sind Beispiele für die Erschütterungsreizbarkeit (= Stossreizbarkeit, seismonastische Reizbarkeit), d. h. sie reagiren auf eine jede beliebige, genügend intensive Erschütterung oder Zerrung, die durch den Stoss eines festen Körpers, oder durch den Wind, oder durch einen Wasser- oder Quecksilberstrahl hervorgebracht werden (vgl. II, p. 150). Eine anders geartete Sensibilität, die wir als Tastreizbarkeit (= Kitzelreizbarkeit, Contactreizbarkeit, thigmotropische, haptotropische, bezw. thigmonastische Reizbarkeit) bezeichnen, besitzen dagegen die Ranken, die schon (II, p. 416) genannten Pilze, Algen, sowie die Blatttentakeln von Drosera u. s. w. (vgl. II, § 93). Bei allen diesen Objecten wird die Reizbewegung nur durch die Berührung mit einem festen Körper ausgelöst, während die kräftigsten Beugungen und Zerrungen, durch den Wind oder durch einen Wasserstrahl, der Aufschlag eines Wasser- oder Quecksilberstrahls, sowie die Stösse eines nassen Gelatinestabes (eines Glasstabes, der mit 10—15 proc. Gelatine überzogen ist) nicht als Reiz wirken (vgl. II, p. 422). Dabei sind die sensibeln Ranken u. s. w. gegen ungemein sanfte Berührungen mit einem festen Körper empfindlich, die bei Mimosa pudica u. s. w. auch unter den günstigsten Bedingungen keine Reaction hervorrufen. Fast ebenso empfindlich wie die Ranken sind ferner die Tentakeln von Drosera rotundifolia, welche in dem Drüsenköpfchen den Tastreiz percipiren, der in dem Tentakelstiel eine Krümmungsbewegung veranlasst (II, § 93)[1].

Durch das Verhalten gegen einen feuchten Gelatinestab oder gegen einen Wasserstrahl, bezw. gegen einen Holzstab u. s. w. lässt sich also entscheiden, ob ein Organ für Stossreize oder für Tastreize empfindlich ist, ob seine Sensibilität, wie man auch sagen kann, dem Mimosa- oder dem Rankentypus entspricht. Durch diese Unterscheidung, die auf dem verschiedenen Verhalten gegenüber dem äusseren Reizanstoss basirt, wird, ebenso gut wie durch die heliotropischen, geotropischen etc. Reizungen, eine specifische Sensibilität des reagirenden Organes gekennzeichnet (vgl. I, p. 14; II, p. 360). In diesem Sinne ist die Unterscheidung von Stoss- und Contactreizbarkeit, ebenso wie die Unterscheidung von Heliotropismus und Geotropismus, auch dann berechtigt, wenn die causale Aufhellung einen näheren genetischen Zusammenhang aufdecken oder zeigen sollte, dass es sich um Collectivbegriffe für physiologische Vorgänge handelt, die in den motorischen oder sensorischen Processen gewisse Differenzen bieten. Da aber die Trennung von Stoss- und Tastreizung auf die specifische Eigenthümlichkeit der Sensibilität begründet ist, so ist es ohne Belang, ob die specifische Perceptionsfähigkeit durch eine Krümmungsbewegung, durch die Production von Haustorien, oder durch irgend eine andere, schnelle oder langsame Reaction angezeigt wird.

Obgleich der sensorische Process noch nicht näher aufgeklärt wurde, so ist doch nicht zu verkennen, dass die Auslösung der Tastreizung in der Epi-

---

1) Näheres bei Pfeffer, Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1885, Bd. I, p. 483.

dermis des Menschen und bei der Pflanze unter denselben Bedingungen zu Stande kommt[1]). In beiden Fällen wird nämlich eine Reizung nur dann bewirkt, wenn durch den Druck an einzelnen Punkten eine localisirte Deformation, also ein steiles Druckgefälle hergestellt wird. Daher kommt es, dass der von Flüssigkeiten oder von der sich anschmiegenden Leimgallerte ausgehende Druck, der gleichmässig auf ein grösseres Flächenstück wirkt, oder doch in diesem ein sehr flaches Druckgefälle erzeugt, nicht als Reiz empfunden wird. Da ferner nicht die bewegungslose Anpressung, sondern die Reibung mit einem festen Körper reizend wirkt, so ergiebt sich, dass die Reizbedingungen nicht durch eine statische (localisirte) Deformation, sondern durch einen Deformationswechsel, also durch dieselben Bedingungen geschaffen werden, die in uns das Kitzelgefühl erwecken (Pfeffer, l. c. p. 493). Das geschieht auch dann, wie man sich leicht überzeugen kann, wenn die nicht angefeuchtete Gelatine der Haut adhärirt und beim Abreissen localisirte Zerrungen verursacht, durch welche das Kitzelgefühl erweckt und auch die Ranke u. s. w. gereizt wird. Ebenso werden das Kitzelgefühl bei dem Menschen und die Reizung der Ranke u. s. w. durch schwache Inductionsschläge verursacht (Pfeffer, l. c. p. 505), und ferner durch die Reibung mit einem rauhen Körper energischer hervorgerufen, als durch die Reibung mit einem glatten Körper (II, p. 422). Im allgemeinen ist also die sensorische Erregung von der Grösse der Druckfläche, von der Tiefe, der Geschwindigkeit und dem Wechsel der Deformation abhängig. Durch die Ermittlung von numerischen Beziehungen zwischen diesen Factoren und der Grösse der Erregung wird aber natürlich das eigentliche Wesen der Tastreizung nicht präcisirt[2]).

Jedenfalls werden durch die Deformationen in der zunächst betroffenen Zellwand (bezw. der Haut des Menschen) nur die Bedingungen für die Auslösung der physiologischen Reizung in dem sensibeln Protoplasma (bezw. in den Tastkörperchen) hergestellt, das mit dem drückenden Körper in keine directe Berührung kommt. Dabei kann der Bau der Zelle und der Zellhaut u. s. w.

---

1) Vgl. Pfeffer, l. c. p. 499. — Ueber die Auslösung der Tastreizung bei den Menschen siehe z. B. R. Tigerstedt, Physiologie d. Menschen 1898, Bd. II, p. 71; M. v. Frey u. F. Kiesow, Zeitschr. f. Psychologie und Physiol. d. Sinnesorgane 1899, Bd. 20, p. 126. — Bei den Pflanzen ist eine directe Berührung der Zellwand mit dem festen Körper nothwendig. Die Reizung unterbleibt also, wenn der directe Contact durch eine Gelatineschicht oder durch eine Schleimhülle verhindert wird. Vgl. Pfeffer, l. c. p. 513.

2) [Dem Wesen der Sache nach bringen die anatomischen Studien und die anderweitigen Erörterungen Haberlandt's (Sinnesorgane im Pflanzenreich 1901, p. 117) nichts Neues. Die spezielle Deutung (l. c. p. 122), dass nur eine tangentiale Dehnung des Protoplasten (der Hautschicht) als Reiz empfunden werde, ist aber ziemlich willkürlich und wird durch die realen Erfahrungen nicht gerechtfertigt. Denn factisch wirken doch sehr ansehnliche Krümmungen und Zerrungen, die mit Hilfe eines Gelatinestabs etc. sehr schnell ausgeführt werden, nicht als Reiz auf empfindliche Ranken, die schon durch die überaus sanften Stösse gereizt werden, welche ein leicht bewegtes Fädchen von 0,00025 mgr Gewicht ausübt, obgleich doch durch dieses sicherlich nur minimale Aenderungen der Tangentialspannung hervorgerufen werden. Dass aber das locale Eindrücken der wie üblich hervorgewölbten Aussenwandung der Epidermis eine Reizung bewirkt, ist nach den von mir erwähnten Reizbedingungen selbstverständlich und auch in meiner Arbeit hervorgehoben worden.]

in hohem Grade diese physiologische Auslösung begünstigen, die aber, ebenso wie bei anderen Reizvorgängen, nur möglich ist, wenn das Protoplasma mit der entsprechenden Sensibilität ausgestattet ist. In diesem Sinne werden voraussichtlich die Tasttüpfel begünstigend wirken, die sich bei den Ranken von Cucurbitaceen und einigen anderen Pflanzen in der Aussenwand der Epidermis finden (Fig. 54). Da diese Tasttüpfel aber auch in der unempfindlichen Hälfte der Ranke von Bryonia vorhanden sind, so ergiebt sich, dass durch ihre Existenz noch nicht die Bedingungen für eine Tastreizung in einem beliebigen Protoplasma hergestellt werden. Dass diese Reizung aber auch ohne derartige Tüpfel möglich ist, beweist das Fehlen der Tasttüpfel in den sehr sensibeln Ranken von Passiflora, Cobaea u. s. w.[1]) Auch ist die Contactreizbarkeit nur bei bestimmten Wimpern gewisser locomotorischer Organismen ausgebildet, bei denen der Reiz durch die unmittelbare Berührung des sensiblen Protoplasmaorganes ausgelöst wird (II, § 153).

Wir müssen also dahin gestellt lassen, ob etwa in dem sensibeln Protoplasma, analog wie bei den tropistischen Auslösungen (II, § 125—127), eine Druck-

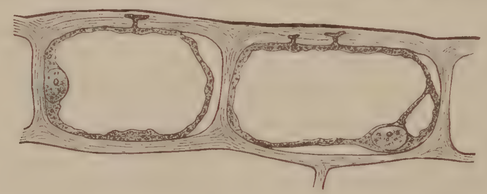


Fig. 54. Epidermiszellen aus dem Längsschnitt der Ranke von Cucumis sativus, welche in der Aussenwand Tasttüpfel besitzen.

differenz als Reiz empfunden wird, ob ferner das ganze Protoplasma, oder nur die Hautschicht, oder vielleicht nur bestimmte Partieen dieser befähigt sind, einen Tastreiz zu percipiren[2]). Allerdings ist eine so weit gehende Arbeitstheilung, wie sie uns bei den höheren Thieren in der Differenzirung der Tastkörperchen entgegentritt, auch in diesem Falle nicht zu erwarten. Uebrigens ist mit der Kenntniss des sensibeln Organes und des Ortes der Perception noch nicht der eigentliche Reizprocess aufgehellt.

Das Wesen der Erschütterungsreizung besteht gerade darin, dass die soeben besprochenen Reizbedingungen nicht nöthig sind, dass vielmehr die Reizung bei jedem beliebigen Druckwechsel erfolgt, gleichviel ob dieser durch Stoss, Erschütterung, Zerrung u. s. w. erzeugt wird. Es ist desshalb begreiflich, dass gewisse sensiblere Pflanzen auch durch eine plötzliche Veränderung des Luftdruckes, der Temperatur, der Transpiration, der Wasserbewegung u. s. w.[3])

1) Pfeffer, l. c. p. 524. Haberlandt, Physiolog. Anatom. II. Aufl. 1896, p. 478. [Haberlandt, Sinnesorgane im Pflanzenreich 1901, p. 126; Strasburger, Jahrsb. f. wiss. Bot. 1901, Bd. 36, p. 515.]

2) Dass keine Reaction eintritt, dass uns also sowohl die radiäre, als auch die dorsiventrale Ranke nicht reizbar zu sein scheint, wenn dieselbe an zwei opponirten Flanken oder allseitig (diffus) berührt wird, ist Bd. II, p. 430 erörtert.

3) Für Mimosa pudica ist dieses lange bekannt. Munk (Die elektrischen und Bewegungserscheinungen am Blatte von Dionaea 1876, p. 105) beobachtete bei plötzlicher Steigerung der Transpiration eine Reizung auch am Blatte von Dionaea muscipula.

gereizt werden. Die Perception des Erschütterungsreizes kann also auch in Binnenzellen vor sich gehen, und vielleicht giebt es auch Pflanzen, in denen die Epidermis nicht sensibel ist[1]). Jedenfalls wird die Sensibilität der Oberhaut nicht schlechthin durch die Wirksamkeit eines Stosses erwiesen, da dieser durch die Deformation der Epidermiszellen auslösend auf Binnenzellen wirken kann.

In jedem Falle ist aber eine genügend schnelle, wenn auch nur transitorische Veränderung des Druckes (d. h. irgend ein Wechsel) zur Reizung nothwendig, denn durch statischen Druck, sowie durch eine genügend langsame Steigerung des Druckes, der Spannung u. s. w. wird keine Auslösung hervorgerufen (Pfeffer, l. c.). In dieser Hinsicht stimmen also die Erschütterungsreizungen mit den Kitzelreizungen überein, die nur bei ganz bestimmten Druckverhältnissen zu Stande kommen. Desshalb ist es begreiflich, dass Ranken u. s. w. durch die kräftigsten Beugungen und Zerrungen nicht gereizt werden, da hierdurch nicht an einzelnen Punkten die zur Auslösung nothwendige Steilheit des Druckgefälles hergestellt wird.

Nach den empirischen Erfahrungen setzen zwar Erschütterungsreizbarkeit und Tastreizbarkeit besondere Qualitäten voraus, die indess ebensogut wie Heliotropismus, Geotropismus u. s. w. in demselben Organ ausgebildet sein könnten. Möglicherweise ist dieses bei dem Blatte von Dionaea muscipula der Fall (II, § 92). Wenn wir aber die transitorische Wachsthumsstörung und Erschlaffung durch mechanische Eingriffe[2]) als die Folgen einer Erschütterungsreizung ansehen, so ist diese Sensibilität in geringem Grade in allen wachsenden Pflanzen, auch in Ranken u. s. w. vorhanden. Ob andererseits einer Mimosa u. s. w. eine schwache Contactreizbarkeit zukommt, ist desshalb schwer zu entscheiden, weil durch einen jeden mechanischen Eingriff die bisher entwickelte Stossreizbarkeit ausgelöst wird.

Durch die verschiedenen mechanischen Eingriffe wird wohl in einer jeden Pflanze eine gewisse Reaction hervorgerufen, und es wurde bereits darauf hingewiesen, dass ausser der soeben besprochenen Reizbarkeit auch noch andere Sensibilitäten gegen mechanische Einflüsse ausgebildet sind[3]). Schliesslich kann man zu den mechanischen Reizungen auch diejenigen Auslösungen rechnen, die durch die Wasserbewegung (II, p. 139) oder durch andere Bewegungsvorgänge in der Pflanze verursacht werden. Vielleicht schliesst sich auch der eigentliche physiologische Auslösungsprocess in der geotropischen Reizung mehr oder weniger den Tastreizungen an (II, § 127). Auch ist noch nicht entschieden, in welcher Weise durch die Wasserbewegung die rheotropische Reizung vollbracht wird (II, § 117). Wir halten uns indess in diesem Kapitel allein an diejenigen Bewegungsreactionen, die durch Stoss- oder Tastreizung veranlasst werden, berücksichtigen aber dabei aus den schon II, p. 356 angeführten Gründen auch die tropistischen Auslösungen bei den Ranken u. s. w.

---

1) Ob bei einer Ranke etc. ausser der Epidermis auch Binnenzellen Tastreizbarkeit besitzen, ist unbekannt.

2) Vgl. Bd. II, p. 152. — Ueber Reactionen im Protoplasten siehe II, § 153.

3) Die traumatischen Reize werden hier nicht berücksichtigt. Vgl. II, p. 155. Ueber Traumatropismus siehe II, § 117.

Es sei hier nochmals betont, dass man dem Protoplast und ebenso der einzelnen, hautumkleideten Zelle, sowie einem Zellgewebe nicht die physiologischen Eigenschaften und somit auch nicht die Reizbefähigungen anzusehen vermag (Bd. I, § 1; II, § 39, 40 etc.). Somit kann durch die wahrnehmbaren Gestaltungsverhältnisse der Zelle und der Zellhaut, sowie durch die Art der Anordnung und Verkettung gleichartiger oder differenter Zellen (Elemente) nicht die Sensibilität geschaffen [1]), sondern im günstigsten Falle nur erzielt werden, dass ein bestimmter äusserer Anstoss leichter oder schwieriger oder an einer bestimmten Stelle in bevorzugter Weise eine Auslösung bewirkt [2]). So wird z. B. die Undurchlässigkeit der Zellhaut oder eines umhüllenden Gewebes die chemische Reizwirkung eines Stoffes schwierig oder unmöglich machen, bezw. allein oder vorwiegend auf eine Stelle beschränken, an welcher der fragliche Stoff leicht oder leichter seinen Weg in das Innere findet. Analog muss die verschiedene Durchlässigkeit für Licht wirken, und so kommt es, dass sich z. B. ein Keimstengel, dessen eine Flanke mit Tusche überstrichen ist, im diffusen Licht heliotropisch krümmt. Ferner wird die künstliche und ebenso die von der Pflanze hergestellte, allseitige oder locale Umkleidung mit einer resistenten Wandung oder Gewebemasse verursachen, dass die so geschützte, sensible Zelle oder Gewebemasse weniger leicht oder auch gar nicht durch Stoss oder Druck gereizt wird. Andererseits ist eine derartige Anordnung und Verkettung möglich, dass Druck und Zug etc. aus rein mechanischen Gründen nicht die gleiche Reizwirkung ausüben, oder dass die Berührung einer bestimmten Stelle allein oder besonders leicht eine Auslösung hervorruft, weil die Druckwirkung unter diesen Umständen in bevorzugter Weise auf die mechanisch reizbaren Elemente übertragen wird [3]) (siehe z. B. Dionaea II, § 92).

Selbstverständlich hat die Forschung stets allen mitwirkenden Factoren Rechnung zu tragen. Jedoch darf nicht vergessen werden, dass die specifische Reizbarkeit und das Wesen des Reizprocesses durch die beste Kenntniss der anatomischen Verhältnisse nicht erkannt und aufgeklärt werden können. Auch ist allgemein bekannt, dass die Sensibilität bei ähnlicher (auffälliger) Structur ganz verschieden und bei differenter Structur gleichartig sein kann, dass ferner specifische und differente Reizbarkeiten auch solchen Zellen und Geweben zukommen, deren anatomische Bauverhältnisse nichts absonderliches und keine Abweichungen von anderen unempfindlichen Zellen und Geweben bieten [4]). Es ist übrigens einleuchtend, dass durch die sichtbare (grobe) anatomische Anordnung eher eine Begünstigung der mechanischen Reizung, als eine Begünstigung der thermischen, photischen und verschiedener anderer Reizungen erreichbar sein muss. Dem entsprechen auch die empirischen Erfahrungen. Jedoch ist nicht zu vergessen, dass bei einer Aufzählung der real gefundenen, zweckentsprechenden, anatomischen

---

1) Ich sehe hier davon ab, dass durch die physiologischen Wechselwirkungen die Eigenschaften modificirt und besondere Erfolge erzielt werden.

2) Wir haben hier nur die sensorischen Vorgänge im Auge. Dass aber die Realisirung und die Ausgiebigkeit der Reaction in vielfacher Hinsicht von den wahrnehmbaren Structurverhältnissen abhängt, ist bekannt und allgemein Bd. II, § 78 erörtert.

3) Dass die ersten Wechselwirkungen rein physikalisch oder chemisch und nur das Vorspiel für die dadurch vermittelte, physiologische Perception sein können, wurde allgemein Bd. II, p. 359 erörtert. Bei einer solchen rein mechanischen Uebertragung durch Haare etc. bezeichnet Haberlandt (l. c. 1901, p. 9) die vermittelnden anatomischen Elemente als Stimulatoren.

4) Man kann übrigens die percipirenden Zellen und Organe auch dann als Sinnesorgane ansprechen, wenn sie nur durch ihre physiologische Befähigung, aber nicht durch einen besonderen anatomischen Bau ausgezeichnet sind (vgl. Bd. II, § 120).

Structuren diese in den Vordergrund treten, während sich bei Berücksichtigung der Gesammtheit aller Reizvorgänge ergiebt, dass in den meisten Fällen keine auffällige Structur vorhanden ist, die augenfällig auf die Begünstigung der Reizauslösung berechnet ist. Da aber die allgemeine Physiologie in erster Linie die Existenz und das Wesen der specifischen Sensibilitäten, sowie die Ausführung der Reactionsvorgänge zu beleuchten hat, kann sowohl bei den mechanischen als bei anderen Reizungen nur nebenbei auf die speciellen, anatomischen Verhältnisse hingewiesen werden, durch welche in dem einzelnen Falle die Reizauslösung begünstigt wird.

[Haberlandt's Sinnesorgane im Pflanzenreich 1901 erschienen erst nach dem Abschluss dieses Kapitels und konnten desshalb nur anmerkungsweise berücksichtigt werden.]

§ 90. Fortsetzung.

Da die Unterscheidung von Erschütterungs- und Tastreizung allein auf der specifischen Eigenthümlichkeit der Sensibilität beruht, so ist ganz offen gelassen, welcher Art die ausgelösten Reactionen sind, und ob in Wirklichkeit durch die beiden Reizungen gleichartige oder verschiedenartige Erfolge veranlasst werden (II, p. 360, 436). Halten wir uns aber an die auffälligen Krümmungsbewegungen, so werden nach den bisherigen Erfahrungen im allgemeinen durch die Stossreize Variationsbewegungen, durch die Tastreize Wachsthumsbewegungen ausgelöst (vgl. II, § 93). Indess scheint z. B. in dem Blatte von Dionaea (II, § 92) die durch den Stossreiz hervorgerufene Krümmung theilweise durch Wachsthum vermittelt zu werden[1]). Ausserdem sind die Wachsthumsstörungen, welche allgemein durch die Erschütterung wachsender Sprosse verursacht werden, als Stossreizungen anzusehen (II, p. 439). Wenn andererseits als Erfolg von Tastreizungen derzeit nur Nutationskrümmungen bekannt sind, so folgt daraus nicht, dass die potentiellen (im Keim schlummernden) Fähigkeiten der Pflanze nur in dieser Richtung ausgebildet sein müssen. Uebrigens beruhen die Bewegungsreactionen, die in den Wimpern gewisser Organismen durch Tastreizung ausgelöst werden, nicht auf Wachsthumsvorgängen (II, § 153), und ferner werden die Bewegungen, zu welchen der Mensch durch Tastreizungen veranlasst wird, durch Muskelcontractionen vermittelt.

Auch besteht im Bezug auf Empfindlichkeit (Reizschwelle, Latenzzeit u. s. w.) und Reactionsschnelligkeit kein bestimmter Unterschied zwischen Stoss- und Tastreizungen[2]). Unter den letzteren ist freilich keine so schnelle Reaction bekannt, wie für Mimosa pudica, bei welcher unter günstigen Umständen die Latenzzeit weniger als 1 Secunde beträgt, und die Senkung des primären Blattstieles, sowie das Zusammenschlagen eines Blättchenpaares in 2—5 Sec. ausgeführt wird[3]). Indess wird bei sensiblen Ranken schon in 5—20 Sec.

---

1) In wie weit bei der Reizkrümmung der noch wachsthumsthätigen Gelenke von Mimosa pudica etc. Wachsthum mitbetheiligt ist, wurde noch nicht ermittelt. Ueber diese Betheiligung bei der Ausführung von Schlafbewegungen vgl. II, § 103, 104.

2) Es wird hier die Kenntniss und Berücksichtigung der allgemeinen Erörterungen in diesem Bande II, § 77 vorausgesetzt.

3) Ungefähr gleich schnell vermögen die Staubfäden von Centaurea jacea und das

(II, p. 423) der Beginn der durch Tastreizung ausgelösten Reaction bemerklich, die sehr viel schneller verläuft als die Bewegungen, die durch einen Stossreiz bei den minder empfindlichen Objecten (Robinia, Acacia lophantha etc.) veranlasst werden. Da aber die Empfindlichkeit und Reactionsthätigkeit mit dem Entwickelungsstadium, den Aussenbedingungen u. s. w. sehr veränderlich sind, so hat die genaue Ermittelung von Schwellenwerth, Latenzzeit u. s. w. immer nur einen bedingten Werth und ein beschränktes Interesse. Wichtig aber ist, dass unter bestimmten Bedingungen die überaus sensible Mimosa pudica gar nicht oder nur so langsam und so schwach reagirt, wie eine Pflanze, die unter keinen Umständen zu einer schnellen und ausgiebigen Reaction befähigt ist.

Früher (II, p. 364, 434) wurde auch bereits hervorgehoben, dass nur bei gewissen Pflanzen, wie z. B. bei den Blättern von Mimosa pudica, den Staubfäden von Cynareen, Berberis etc., durch eine jede erfolgreiche Reizung explosionsartig die volle Bewegungsamplitude ausgelöst wird. Jedoch wird in vielen Fällen, z. B. bei den Blättchen von Oxalis, Robinia, selbst durch eine sehr intensive Stossreizung nur eine partielle Bewegung, also eine submaximale Reizung bewirkt [1]), die auch bei den Blättern von Mimosa pudica erzielbar ist, wenn die Sensibilität durch niedere Temperatur etc. genügend herabgesetzt wurde.

Eine Steigerung der Reaction mit der Intensität und der Fortdauer (der Summirung, der Superposition) der Reizung ist ohnehin allgemein zweckentsprechend oder geboten, um eine den veränderten Reizbedingungen entsprechende, neue Gleichgewichtslage zu schaffen und zu erhalten, wie das bei den Organen der Fall ist, die zur Erreichung bestimmter Ziele und Zwecke mit Tastreizbarkeit ausgestattet sind. Für diese Zwecke genügt es, wenn erst einige Berührungen eine merkliche Reaction auslösen, und man begreift, dass das Kitzelgefühl in uns, so wie die Kitzelreizung in Pflanzen, gewöhnlich erst durch die Wiederholung des localisirten Druckwechsels erweckt werden. Indess reicht bei sehr sensiblen Ranken eine einmalige kräftige Berührung, die allerdings eine Summe von localisirten Deformationen bewirkt, aus, um eine merkliche Reaction hervorzurufen [2]), die auch an sehr empfindlichen Tentakeln von Drosera bei einer

---

Blatt von Dionaea muscipula zu reagiren. Für letzteres fand J. Burdon-Sanderson (Philosoph. Transact. 1882, Th. I, p. 48 d. Separatab.; Biolog. Centralbl. 1882, Bd. 2, p. 497), dass bei 20° C., also in einem mässig reactionsfähigen Zustand, nach einer mechanischen Reizung die Latenzzeit ca. 1 Sec. betrug, und dass das Zusammenschlagen der Blattlappen 5—6 Sec. in Anspruch nahm.

1) Pfeffer, Physiol. Untersuch. 1873, p. 69; Unters. a. d. bot. Instit. zu Tübingen 1885, Bd. I, p. 520; M. Macfarlane, Biological lectures 1894, p. 190. Nach G. Haberlandt (Annal. d. jardin Botan. d. Buitenzorg 1898, Suppl. II, p. 35) wird auch bei Biophytum sensitivum durch sanfte Berührung eine submaximale Reizbewegung ausgelöst. — Unter solchen Umständen wird, analog wie bei Ranken etc., eine Bewegung durch Wiederholung von Reizen ausgelöst, von denen der einzelne keine merkliche Wirkung hat. Uebrigens kann durch Summation der Reizwirkung von sanften Stössen, nach Burdon-Sanderson (Proceedings of the Royal Society 1877, Bd. 25, p. 411) auch die Auslösung der explosionsartigen (maximalen) Reizbewegung des Blattes von Dionaea muscipula veranlasst werden. Vgl. auch Ch. Darwin, Insektenfressende Pflanzen 1876, p. 261. — Die Angabe von Macfarlane, l. c. p. 187, nach der bei Dionaea mindestens 2 Stösse nöthig sind, um eine Reizung zu verursachen, gilt offenbar nur für bestimmte Verhältnisse.

2) Dieses Buch, Bd. II, p. 423.

drei- bis viermaligen Berührung eintritt[1]). Allerdings ist nicht zu verkennen, dass durch die Ausnutzung einer vorbereiteten (labilen), elastischen Spannung weit besser eine explosionsartige und maximale Reaction erzielbar ist, als durch die Veränderung der Wachsthumsthätigkeit (vgl. II, p. 364).

Obgleich sich also auf Grund der soeben angedeuteten Reactionsverhältnisse ein durchgreifender Unterschied zwischen Erschütterungs- und Tastreizungen nicht aufstellen lässt, liess doch das Gesammtverhalten der real ausgebildeten Reizbewegungen eine Gruppenverschiedenheit herausfühlen, die mir bereits in der ersten Auflage dieses Buches (Bd. II, p. 225) Veranlassung gab, Stoss- und Contactreize zu unterscheiden. Diese Trennung hat dann weiterhin durch die Feststellung der specifisch verschiedenen Sensibilität einen sicheren Boden gewonnen[2]).

Ebenso wie andere Reizungen werden auch die transitorischen mechanischen Reizungen selbstthätig wieder ausgeglichen, während bei Fortdauer der Reizung eine neue Gleichgewichtslage angenommen wird, die in erster Linie aus den erweckten Gegenreactionen, der Abstumpfung der Sensibilität (also der Accommodation an die Reizung u. s. w.) resultirt (II, p. 365, 423). So lange die Pflanze eine Reizstellung beibehält und auf eine Steigerung desselben Reizes reagirt, kann es sich nur um eine gewisse Abstumpfung der Empfindlichkeit handeln, die allgemein einzutreten scheint (II, p. 365, § 124). Diese Abschwächung der Sensibilität geht aber bei genügend intensiver Reizung in manchen Fällen, z. B. bei Mimosa pudica, so weit, dass das gereizte Organ, trotz fortgesetzter Erschütterung durch Stösse oder schwache Inductionsschläge, in die Ausgangsstellung zurückkehrt und durch einen mechanischen Reiz nicht zu einer erneuten Bewegungsreaction zu bringen ist[3]). Wenn sich dagegen das Blatt von Mimosa bei schwächerer, continuirlicher Erschütterung wieder erhebt, so ist die Sensibilität nur abgeschwächt, wie sich daraus ergiebt, dass durch eine Verstärkung des Reizes eine mässige Krümmungsbewegung ausgelöst wird. Somit ist es verständlich, dass einige Autoren die dauernd erschütterte Mimosa unempfindlich, andere aber durch Stoss reizbar fanden[4]).

In den Gelenken der Mimosa pudica hat zudem die Inanspruchnahme durch eine einzelne Auslösung eine transitorische Sistirung der Reizbarkeit zur Folge. Diese ist während der rückgängigen Bewegungen nicht vorhanden und kehrt nach der Vollendung des Rückganges nur allmählich wieder, so dass durch einen Stoss zunächst nur eine geringe und erst weiterhin eine ansehnliche Reizbewegung hervorgerufen wird (Pfeffer, l. c. 1873, p. 60). Dieses Verhalten macht es begreiflich, dass bei Mimosa nach einer Reihe von Stössen, also in periodischer Wiederholung, eine mässige Reizbewegung eintritt, wenn man die Stösse in Intervallen von 3—5 Minuten gegen das primäre Gelenk wirken lässt, so dass nach der Rückkehr in die Ausgangslage eine genügende Ruhezeit bleibt, um die Reizbarkeit partiell zu regeneriren (Pfeffer, l. c. p. 60). Beachtet man,

---

1) Ch. Darwin, Insektenfressende Pflanzen 1876, p. 239.

2) Pfeffer, Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1885, Bd. I, p. 517.

3) Pfeffer, Physiol. Untersuch. 1873, p. 56; Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1885, Bd. I, p. 521.

4) Die Literatur ist bei Pfeffer, Physiol. Untersuch. 1873, p. 56, zusammengestellt.

dass die Mimosa, während sie durch die mechanische Inanspruchnahme für Stossreize unempfindlich ist, auf photonastische, heliotropische, überhaupt auf andere Reize reagirt (II, § 105), so hat man Grund zu der Annahme, dass die Veränderungen, durch welche die mechanische Reizbarkeit sistirt wird, in den sensorischen Einrichtungen und Processen zu suchen sind. Welcher Art diese Vorgänge sind, welche die Aufhebung und Wiederherstellung der Sensibilität verursachen, ist freilich noch nicht ermittelt (vgl. Pfeffer, l. c. 1873, p. 63).

Ein übereinstimmendes Verhalten aller Pflanzen kann man schon desshalb nicht erwarten, weil die Sensibilität in einem specifisch ungleichen Grade abgestumpft wird. Bei einer stürmischen (explosionsartigen) Reizreaction scheint indess öfters eine transitorische Sistirung der Sensibilität vorzukommen. Das ist z. B. bei den Staubfäden der Cynareen der Fall, bei welchen die Rückkehr der Reizbarkeit früher und zum Theil schon beginnt, bevor die Reizcontraction ausgeglichen ist[1]). Jedenfalls tritt diese völlige Sistirung der Sensibilität nicht bei allen durch Stossreiz ausgelösten Variationsbewegungen ein, denn die Blättchen von Oxalis sind z. B. auch während der Rückgangsbewegung reizbar (vgl. Pfeffer, l. c. 1885, p. 521). Auch lässt sich der thierische Muskel durch schnell aufeinanderfolgende Reizung in einem Contractionszustand erhalten.

Andererseits ist Cuscuta ein Beispiel dafür, dass durch die Inanspruchnahme eine periodische Sistirung der Tastreizbarkeit verursacht wird (II, p. 418). Eine solche Aufhebung tritt indess z. B. nicht in den Tentakeln von Drosera ein, die dauernd reizbar bleiben, obgleich bei einer schwachen Reizung des Drüsenköpfchens die Sensibilität so weit abgeschwächt wird, dass die zunächst ausgelöste Reizkrümmung, trotz der Fortdauer der Reizung, ausgeglichen wird[2]).

Bei den verschiedenen Pflanzen sind somit eine Reihe von Eigenthümlichkeiten ausgebildet, die insofern unter einen einheitlichen Gesichtspunkt fallen, als sie ganz oder theilweise durch die ungleiche Abstumpfung der Reizbarkeit in Folge der Inanspruchnahme bedingt sind. Ohne Frage werden aber durch ein näheres vergleichendes Studium aller dieser Erscheinungen und Eigenthümlichkeiten noch viele Besonderheiten zu Tage gefördert und ausserdem wichtige Anhaltspunkte für das tiefere Verständniss der Reizvorgänge gewonnen werden.

Aus den allgemeinen Erörterungen in II, § 77 und aus dem Vorstehenden ergiebt sich auch in den Hauptzügen der Verlauf der Bewegung während der Reizcontraction und bei der Wiederausgleichung dieser. In beiden Fällen wird naturgemäss die Bewegung von dem Beginn ab bis zu einem Maximum beschleunigt und dann allmählich verlangsamt. Uebrigens pflegt die Contractionsbewegung nicht nur bei Mimosa, sondern auch bei den langsameren Reizbewegungen schneller zu verlaufen als die Ausgleichsbewegung. Dass und warum bei dieser, überhaupt bei dem Uebergang in eine neue Lage, häufig Oscillationen um die endliche Gleichgewichtslage stattfinden, wurde bereits (II, p. 366) im allgemeinen erörtert. Auch ist es selbstverständlich, dass eine jede Reizcontraction nur einen endlichen Werth erreichen kann. Denn dieser ist bei der maximalen Auslösung in Mimosa u. s. w. durch die Abnahme der Bewegungsenergie und die gleichzeitige Zunahme der mechanischen Widerstände bedingt.

---

1) Cohn, Abhdlg. d. schlesisch. Gesellsch. f. vaterländisch. Cultur 1861, Heft I, p. 16.
2) Vgl. Pfeffer, Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1885, Bd. I, p. 514.

Bei einer Ranke u. s. w. schreitet aber die Krümmung, trotz der weiteren Bewegungsfähigkeit, nur so lange fort, bis sich die Erfolge der submaximalen Reizung und der Gegenreactionen das Gleichgewicht halten.

Dem Wesen nach sind die angedeuteten Verhältnisse und Beziehungen leicht zu erkennen. Detaillirte Angaben über die Bewegungscurven würden wir auch dann nicht zu bringen haben, wenn, was nicht der Fall ist, nähere Studien vorlägen. Bei der Registrirung der Reizbewegung einer mässig empfindlichen Mimosa pudica fand z. B. Bert[1]), dass sich das obere Ende des primären Blattstieles nach der Reizung in 7 Secunden um 22 mm senkte. Nach Beginn der Wiedererhebung stieg dann der Blattstiel in der 1. Min. ungefähr 4 mm, in der 2. Min. 4,5 mm, in der 3., 4. und 5. Min. je 3 mm, in der 6. Min. 2 mm, in der 8. Min. 1 mm, in der 9. Min. 0,5 mm.

Nutzen. Die Bewegungen, welche in verschiedenartigen Organen durch Stoss- und Tastreize ausgelöst werden, sind begreiflicherweise verschiedenen Zielen und Zwecken dienstbar. Evident ist die Bedeutung bei den Ranken u. s. w., die durch die Tastreizbarkeit zu dem Erfassen einer Stütze veranlasst werden. Dagegen dürften die durch Stossreiz ausgelösten Bewegungen der Staubgefässe und Narben auf die Uebertragung des Blüthenstaubes berechnet sein, während die Stoss-, Tast- und chemischen Reizungen der Carnivoren mit dem Fangen und dem Verdauen von Insecten zusammenhängen (II, § 94). Die so leicht auslösbaren Bewegungen von Mimosa pudica u. s. w. nützen vielleicht der Pflanze, indem sie grössere oder kleinere Thiere abschrecken, und man kann oft sehen, wie eine Fliege schleunigst davoneilt, wenn sie durch das Niederlassen auf das Blatt von Mimosa eine Reizbewegung verursacht[2]). Ferner dürften die gereizten Blätter von Mimosa pudica nicht so leicht durch Hagel oder Regen geschädigt werden. Jedoch ist nicht zu vergessen, dass die Blätter bei fortgesetzter Reizung wieder straff werden und in die ausgebreitete Stellung zurückgehen. Ob den langsamen Reizbewegungen von Oxalis u. s. w. eine ökologische Bedeutung zukommt oder nicht, muss dahingestellt bleiben. Jedenfalls werden diese Blätter so wenig wie andere Organe durch die mechanische Reizung geschädigt[3]), während die Inanspruchnahme der Ranken sogar die Ausbildung von Haftorganen etc. fördern kann (II, p. 417). Bei Besprechung der Ranken ist schon darauf hingewiesen, dass durch die Ausbildung der Tastsensibilität die unnütze Reizung durch Regen und Wind vermieden ist.

---

1) P. Bert, Mémoir. d. l'Academ. d. Bordeaux 1870, Bd. 7, p. 41. — Einen analogen Verlauf constatirten Cohn (Abhandlg. d. schles. Gesellsch. f. vaterl. Cultur 1861, Heft 1, p. 13) bei den Staubfäden der Cynareen, J. Burdon-Sanderson (Proceedings of the Royal Society 1877, Bd. 25, p. 416; Philosoph. Transactions 1882, p. 48 des Separatabd.) bei dem Blatte von Dionaea muscipula. — Ueber den Einfluss von Widerständen vgl. II, Kap. XVI.

2) Literatur: Johow, Kosmos 1884, Bd. II, p. 124; G. Haberlandt, Tropenreise 1893, p. 36; A. Burgerstein, Wiener illustrirte Gartenzeitung, März 1898.

3) Ueber chemische Reize vgl. II, § 94.

§ 91. Bewegungen durch Stossreizungen.

Im Anschluss an die allgemeine Orientirung und die spezielle Charakterisirung der Stoss- und Tastreizung soll nun zunächst die mechanische Ausführung der Bewegungen behandelt werden, die durch einen Stossreiz ausgelöst werden. Da aber der der Bewegung zu Grunde liegende Zellmechanismus näher nur an den Staubfäden der Cynareen und an den Blattgelenken von Mimosa pudica untersucht wurde, so beziehen sich unsere Erörterungen zunächst auf diese Objecte. So weit unsere Erfahrungen ein Urtheil gestatten, scheint allerdings die Reizbewegung der anderen, schon genannten und der noch zu nennenden Pflanzen auf dem gleichen Zellmechanismus zu beruhen. Eine endgiltige Entscheidung ist indess nur empirisch möglich, denn es ist nicht zu vergessen, dass ähnliche Reactionen mit verschiedenen Mitteln erreicht werden können[1]. Wenn andererseits im Blatte von Dionaea die Reizbewegung von Wachsthum begleitet ist (II, § 92), so ist damit nicht ausgeschlossen, dass dieser Bewegung ein analoger Zellmechanismus zu Grunde liegt, wie den Reizbewegungen der Cynareenstaubfäden und der Gelenke von Mimosa pudica. Denn möglicherweise ist auch bei den Reizkrümmungen der jugendlichen Gelenke Wachsthum mit betheiligt, während die Bewegungen fernerhin, wie es bei den auffälligen Stossreizungen üblich ist, durch Variation ausgeführt werden.

Bei Mimosa und Cynareen kommen die Reizbewegungen, wie ich nachwies[2], nach dem in diesem Band p. 374 erörterten Princip zu Stande, also dadurch, dass die Reizung eine plötzliche Senkung der Turgorenergie und dadurch eine schnelle Ausgleichung elastischer Spannungen veranlasst, die durch die allmähliche Regeneration des früheren Turgors immer wieder von neuem hergestellt werden. Da diese Vorgänge am besten bei den Staubfäden der Cynareen zu verfolgen sind, so werden wir uns zunächst diesen zuwenden.

Die Staubfäden der Cynareen werden, wie schon früher (II, p. 434, vgl. ebenda Fig. 50) erwähnt wurde, durch die Berührung zu einer Zuckung veranlasst, bei welcher sich z. B. die sehr reactionsfähigen Filamente von Centaurea jacea um 10—30 Proc., die Staubfäden von Cynara scolymus um 8—20 Proc. verkürzen. An dieser Contraction ist das ganze Filament ziemlich gleichmässig betheiligt, abgesehen von den beiden Enden, die sich weniger verkürzen. Zu einer derartigen Reizcontraction ist aber auch der abgeschnittene Staubfaden befähigt, von dem während der Reaction seitliche Beugungen und schlängelnde Bewegungen ausgeführt werden (Pfeffer, l. c. p. 80).

Der Aufbau des Staubfadens aus Längsketten von cylindrischen Zellen, die das centrale Gefässbündel umgeben (Fig. 55), bringt es mit sich, dass sich bei

---

1) Vgl. II, p. 441. An dieser Stelle ist auch auf andere Fälle, so auch auf die Reizbewegungen des Muskels und der Cilien hingewiesen, die auf einer anderen Mechanik beruhen, als die Contraction der Staubfäden der Cynareen u. s. w.

2) Näheres über die Reizbewegungen dieser Staubfäden, sowie des Gelenkes von Mimosa bei Pfeffer, Physiologische Untersuchungen 1873; vgl. auch Pfeffer, Zur Kenntniss d. Plasmahaut u. d. Vacuolen 1890, p. 325.

der Contraction die einzelnen Zellen in geichem Maasse verkürzen, wie der Staubfaden (II, p. 64). In der That kann man durch directe Messungen an dem Staubfaden von Centaurea jacea die Verkürzung der Epidermiszellen und der anschliessenden Parenchymzellen bestimmen und zugleich feststellen, dass diese Zellen bei einer Reizcontraction (bei der ja zugleich die in tangentialer Richtung wirksame Dehnkraft sinkt) annähernd ihren Durchmesser bewahren, also (abgesehen von der Verkürzung) ihre Form nicht wesentlich ändern und auch keine seitliche Ausbiegung erfahren[1]). Somit nimmt bei einer Verkürzung des Staubfadens um 20 Proc. die einzelne Zelle um ca. 20 Proc. an Volumen ab. Diese Volumenabnahme ist aber nur durch die Abgabe von Wasser möglich, das sich naturgemäss in die luftführenden Intercellularräume ergiesst, in denen keine nennenswerthe Compression der Luft zu Stande kommt, weil diese in dem communicirenden System nach anderen Orten strömt. Wird aber der Staubfaden mit Wasser injicirt, so erscheint an der Schnittfläche des Filamentes bei der Reizcontraction, obgleich diese nunmehr erheblich verringert ist, ein Wassertröpfchen, das augenscheinlich aus dem Parenchym, also offenbar aus den Intercellularräumen in diesem, hervorquillt (Pfeffer, l. c. p. 98). Unter solchen Verhältnissen ist es begreiflich, dass sich an dem contrahirenden Staubfaden von Centaurea jacea und Cynara scolymus Breite und Dicke nicht wesentlich ändern[2]). Damit ist aber natürlich nicht ausgeschlossen, dass an dem Staubfaden einer anderen Art eine Zunahme oder Abnahme des Durchmessers eintritt.

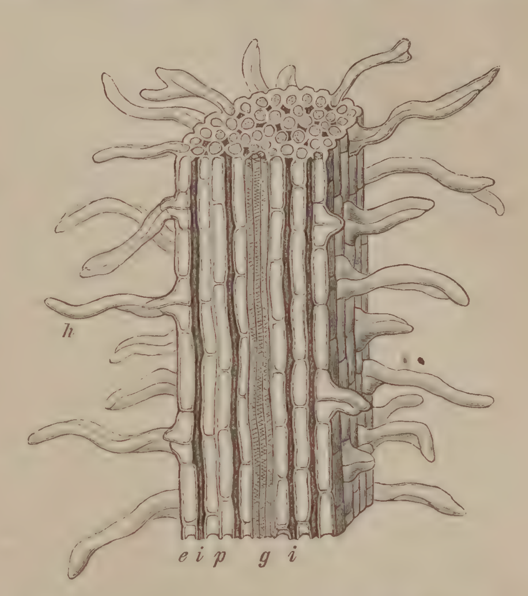


Fig. 55. Stück eines median gespaltenen Staubfadens von Centaurea montana (vergr.). *g* Gefässbündel, *p* Parenchym *e* Epidermis, *i* Intercellularräume, *h* Haare.

Aus diesen Erfahrungen, in Verbindung mit der Thatsache, dass die Reizbewegung nicht durch eine active Contraction des Protoplasmas und ebenso nicht durch eine transitorische Steigerung der elastischen Spannkraft der Zellhaut zu

---

1) Pfeffer, l. c. p. 96. — Es erklärt sich dieses daraus, dass mit der Turgorsenkung auch die in tangentialer Richtung wirksame Dehnkraft abnimmt, und hierdurch die angestrebte Zunahme des Durchmessers compensirt wird. Vgl. Bd. II, p. 66. — In Bezug auf die Einrichtungen, durch welche in den turgescenten Zellen das Hervorwölben der Seitenwand vermieden ist, vgl. auch Bd. II, p. 63.

2) Pfeffer, Physiol. Untersuch. 1873, p. 89. Die Messungsmethoden, sowie die Resultate anderer Forscher und die Kritik dieser Messungen sind an dieser Stelle nachzusehen. — Die Sachlage ist auch nicht durch die offenbar nicht sehr umsichtigen Versuche von G. Schenkemeyer (Ueber die Contraction der Filamente von Centaurea. Breslauer Dissertation 1877) verändert.

Stande kommt, ergiebt sich, dass die Contraction des Staubfadens durch die plötzliche Senkung der Turgorenergie, die Wiederverlängerung aber durch die allmähliche Wiederherstellung der früheren Turgorenergie verursacht wird.

Da die Contractionsenergie (die durch das Gewicht bemessen wird, das zur Aequilibrirung der angestrebten Reizbewegung nöthig ist) mindestens 1—3 Atmosphären beträgt, so kann die bewegende Kraft unmöglich durch die active Contraction des zähflüssigen Protoplasmas gewonnen werden[1]. Aus dem Nachweis aber, dass sich die Elasticität der Zellhaut während der Reizbewegung nicht verändert, folgt, dass die Reizbewegung und die hiermit verknüpfte Auspressung von Wasser aus den Zellen nicht durch eine Veränderung der elastischen Eigenschaften der Haut, also durch die Steigerung des Druckes erzielt wird, der von der Zellhaut gegen den turgescenten Protoplasten ausgeübt wird[2].

Die durch die Reizung verursachte Turgorsenkung hat eine so ansehnliche Contraction zur Folge, weil die Zellwände, und mit diesen die Filamente, in ähnlicher Weise dehnbar sind wie Kautschuk, also im spannungslosen Zustande, ohne Ueberschreitung der Elasticitätsgrenze, eine Verlängerung um 100 Proc. zulassen (II, p. 60). Bis zu dem zulässigen Grenzwerth wird indess der Staubfaden auch im höchsten Turgescenzzustand nicht in Anspruch genommen, und demgemäss lässt das chloroformirte Filament noch eine erhebliche elastische Verlängerung zu. Andererseits verkürzt sich der durch Reizung contrahirte Staubfaden bei dem Tödten durch Eintauchen in siedendes Wasser um 10 bis 40 Proc., weil durch die Reizung der Turgor nur vermindert, aber nicht aufgehoben wird[3]. Eine analoge Verkürzung wie durch eine Stossreizung wird aber auch durch die Einwirkung einer 0,5—1 proc. Lösung von Kaliumnitrat hervorgerufen, durch welche die osmotische Leistung des Zellinhaltes ebenfalls um 1,7—3,5 Atmosphären vermindert wird (I, p. 129).

In principieller Hinsicht wird an unseren Betrachtungen dadurch nichts geändert, dass die Reizcontraction aus dem Zusammenwirken ungleichwerthiger Zellen resultirt. Denn die Verkettung mit passiven Geweben hat (ebenso wie die Verdickung der Zellwand) nur zur Folge, dass mit der zur Verfügung stehenden Energie eine geringere Verlängerung erzielt, aber ebenso die positive Spannung geschaffen wird, durch welche bei einer Turgorsenkung die Contraction bewirkt wird (vgl. II, p. 38, 71). Vermuthlich sind in dem Staubfaden nicht

---

1) Pfeffer, Zur Kenntniss der Plasmahaut u. d. Vacuolen 1890, p. 329 u. 326, Anmerkung; Pflanzenphysiolog. II. Aufl. Bd. I, p. 118.

2) Es folgt dieses daraus, dass 1. der soeben contrahirte und der expandirte (durch Chloroform unempfindlich gemachte) Staubfaden dieselben elastischen Eigenschaften besitzen, und dass 2. dasselbe Gewicht, das zur Wiederausdehnung des soeben gereizten Staubfadens auf die Ausgangslänge nöthig ist, auch ausreicht, um die angestrebte Contraction des gereizten Staubfadens aufzuhalten, was nicht der Fall sein könnte, wenn in der Zellhaut transitorisch ein actives Contractionsbestreben auftreten würde. Näheres mag in meinen Physiologischen Unters. 1873, p. 110, 117 nachgesehen werden. — Durch die vergleichende plasmolytische Methode kann die vorübergehende Senkung des osmotischen Druckes in den activen Zellen nicht nachgewiesen werden. Vgl. dieses Buch, Bd. I, p. 127; II, p. 377; Pfeffer, l. c. 1890, p. 327.

3) Es bezieht sich dieses auf einen in vollem Maasse reactionsfähigen Staubfaden, in dem also das Zurückgehen des Turgors und das endliche Absterben noch nicht begonnen haben.

nur die Parenchymzellen, sondern auch die Epidermiszellen und vielleicht auch die lebenden Zellen des Gefässbündels activ[1]). Denn wenn nur eine beschränkte Zahl von Zellen activ wäre, würde bei der Reizung (für die Querschnittseinheit) kaum eine so ansehnliche Contractionsenergie entwickelt werden, wie es der Fall ist. Aus der Thatsache, dass die Epidermis und das Gefässbündel in dem expandirten und in dem durch Reizung contrahirten Staubfaden negativ gespannt sind, lässt sich in unseren Fragen aus naheliegenden Gründen kein bestimmter Schluss ziehen, ebenso nicht daraus, dass bei weiterer Senkung, sowie bei der gänzlichen Aufhebung des Turgors das Gefässbündel eine positive Spannung annimmt, und dass die Wandungen der Parenchymzellen wellig werden (Pfeffer, l. c. p. 114).

Nach alledem wird in den Staubfäden der Cynareen durch die Reizung eine Senkung des Turgordruckes, aber keine Veränderung der elastischen Eigenschaften der Haut veranlasst. Diese Turgorverminderung hat zur Folge, dass sich die Zelle unter Ausstossung von Wasser so lange verkürzt, bis wiederum das Gleichgewicht zwischen der mit der Contraction abnehmenden Spannung der Haut und der mit der Wasserauspressung zunehmenden Concentration (osmotischen Leistung) des Zellinhaltes hergestellt ist. Darauf wird durch die selbstregulatorische Wiederherstellung des Turgors die Zelle wieder vergrössert und damit zugleich die Hautspannung geschaffen, die bei einer Reizung in Bewegungsenergie umgesetzt wird. Es liegt also ein ähnlicher Antagonismus vor, wie bei einem Kautschukschlauch, der durch das Einpressen von Wasser gedehnt und durch die plötzliche Herabsetzung des Wasserdruckes zu einer Contraction veranlasst wird. Im einen, wie im anderen Falle wird das Wasser durch die zuvor geschaffene elastische Spannung der Wandung herausgetrieben, und thatsächlich genügt die Filtrationsfähigkeit der Zellhaut, um das Wasser so schnell hervortreten zu lassen, wie es zur raschen Ausführung der Reizbewegung eines Staubfadens nothwendig ist (Pfeffer, l. c. p. 124). In der That tritt eine ebenso schnelle Verkürzung der Zellen an einem Längsschnitt aus dem Staubfaden von Centaurea jacea ein, wenn man dafür sorgt, dass die Zellen plötzlich und vollständig mit einer 1 proc. Lösung von Kaliumnitrat in Berührung kommen, durch welche der Turgor ungefähr in demselben Grade erniedrigt wird, wie durch eine Stossreizung.

Da eine Turgorsenkung eine merkliche Verkleinerung der Zelle nur dann verursacht, wenn die Zellwand genügend gedehnt ist (II, 374), so ist es möglich, dass unter Umständen keine sichtbare Reaction eintritt, obgleich der Protoplast ebenso reagirt, wie in den Staubfäden der Cynareen. Ohne Frage ist aber diese Reizbarkeit nicht allgemein ausgebildet, so z. B. auch nicht bei den Staubfäden von Helianthus annuus, die auf Stossreize nicht auffällig reagiren, obgleich im turgescenten Zustand die Zellwandungen in einem erheblichen Grade elastisch verlängert sind (Pfeffer, l. c. p. 107). So lange aber der Turgordruck (der osmotische Druck) nicht aufgehoben ist, bleibt der Protoplast der

1) Pfeffer, l. c. p. 102, 112. — Die Auslösung erfolgt, wie von verschiedenen Autoren constatirt wurde, sowohl bei Berührung der Haare (vgl. Fig. 55), als auch bei Berührung von haarfreien Zellen der Epidermis. [Vgl. Haberlandt, Sinnesorgane im Pflanzenreich 1901, p. 35.]

Zellwand angepresst, von der er sich auch dann nicht abhebt, wenn bei einer Reizung des Staubfadens von Centaurea die angestrebte Verkürzung mechanisch verhindert wird. Wenn also in gewissen Fällen (z. B. zuweilen bei der Zellverjüngung) der Protoplast von der Zellhaut zurückweicht, so setzt das voraus, dass der von dem Protoplasma ausgehende Centraldruck die osmotische Energie des Zellsaftes überwiegt (I, p. 118). Das muss also auch der Fall sein, wenn, wie es Schütt[1]) und Benecke[2]) fanden, bei Diatomeen durch mechanische und andere Eingriffe eine Contraction des Protoplasten (die Reizplasmolyse) verursacht wird.

Bei Mimosa pudica veranlasst die Reizung ebenfalls eine Turgorsenkung, die aber nur in der einen Hälfte des dorsiventralen Gelenkes eintritt und desshalb in diesem eine Einkrümmung verursacht, durch welche die Blattstiele und die Blättchen in der schon angedeuteten Weise bewegt werden (II, p. 433 und Fig. 48). Da bei dem primären Gelenk (*p* in Fig. 48) — an das wir uns hier halten — nur die untere Hälfte reagirt, so wird durch dessen Reizung die Senkung des primären Blattstieles (*a* und *b* in Fig. 48) herbeigeführt. Die ansehnliche Winkelbewegung des Blattstieles erfordert auch eine ansehnliche Einkrümmung des Gelenkes, die (abgesehen vom Gewicht des Blattes) daraus resultirt, dass sich einmal die gereizten Zellen und Gewebe activ contrahiren, und dass ferner die, durch die Turgorsenkung erschlaffenden Zellen durch die Expansionskraft (die positive Spannung) der oberen Gelenkhälfte so lange comprimirt werden, bis der Gleichgewichtszustand erreicht ist. Durch die allmähliche Wiederherstellung des Turgors in den gereizten Zellen wird dann die Reizkrümmung ausgeglichen, und damit zugleich die an sich passive, obere Gelenkhälfte durch die Arbeitsleistung der unteren Gelenkhälfte in den erhöhten Spannungszustand versetzt, durch den sie bei der Reizkrümmung mitwirkt[3]).

Demgemäss wird, nach der sorgfältigen Entfernung der oberen Gelenkhälfte, durch Erschütterung keine, nach der Entfernung der unteren Gelenkhälfte aber eine abgeschwächte Reizkrümmung hervorgerufen[4]). Da aber die Reizbarkeit durch die operativen Eingriffe sicherlich beeinträchtigt wird, so lässt sich aus

---

1) F. Schütt, Die Peridineen der Planktonexpedition 1895, p. 110.

2) W. Benecke, Jahrb. f. wiss. Bot. 1901, Bd. 35, p. 554. — Nach Nägeli (Pflanzenphysiol. Unters. 1855, Heft 1, p. 13) wird bei Spirogyra, nach Hofmeister (Pflanzenzelle 1867, p. 303) wird bei Nitella durch mechanischen Druck das Zurückweichen des Protoplasten von der Zellwand verursacht. Ob in diesen Fällen Reizwirkungen oder mechanische Verletzungen vorlagen, muss durch fernere Untersuchungen entschieden werden. Ebenso bedürfen die Beobachtungen Schütt's und Benecke's einer kritischen Nachprüfung.

3) Allgemeines über Bau der Gelenke und die Mechanik der Gelenkbewegungen siehe dieses Buch Bd. II, p. 370, 375 und die dort citirte Literatur. Näheres über den Bau und die Mechanik der Gelenke von Mimosa bei Pfeffer, Physiologische Untersuch. 1873, p. 9; G. Haberlandt, Das reizleitende Gewebesystem der Sinnpflanze 1890, p. 23; Physiolog. Anatomie II. Aufl. 1896, p. 475 [Sinnesorgane im Pflanzenreich 1901, p. 38]; S. Schwendener 1897, Gesammelte Abhandlungen Bd. II, p. 211. — Ueber den anatomischen Bau und die specielle Bewegung der Blättchengelenke vgl. Schwendener, l. c. p. 236. Ueber die Gewebespannung in den Gelenken siehe diesen Bd. II, p. 69 u. ebenda Fig. 16.

4) Ausführlich sind eigene und fremde Beobachtungen mitgetheilt in meinen Physiolog. Unters. 1873.

dem Verhalten der operirten Gelenke nicht ersehen, in welchem Maasse bei einer Reizkrümmung des intacten Gelenkes die active Contraction der unteren Gelenkhälfte betheiligt ist. Auch ist noch nicht sicher ermittelt, in welchem Grade die verschiedenen Zellen und Gewebe der unteren Gelenkhälfte reizbar sind. Vermuthlich wird die Reizreaction besonders in den das Gefässbündel umgebenden Parenchymzellen ausgeführt. Indess dürfte auch die Epidermis activ thätig sein, deren negative Spannung bei ansehnlicher Reizkrümmung aber in eine positive Spannung übergeht. Aus den Erfahrungen über die Reizleitung (II, § 95), sowie aus der Thatsache, dass die Gelenke auch nach der Entfernung der Epidermis merklich reagiren, folgt, dass die Binnenzellen ohne Vermittlung der Oberhaut gereizt werden können. Indess vermag auch die Epidermis den Reiz zu percipiren[1]). Ferner wird eine Reizreaction durch die alleinige Berührung der am Gelenk befindlichen Haare (vgl. Fig. 48 bei *p*) ausgelöst, die möglicherweise nur durch begünstigte Druckübertragung (als Stimulatoren im Sinne Haberlandt's) wirken. Uebrigens spricht der Umstand, dass schon eine sanfte Berührung der unteren Gelenkhälfte auslösend wirkt, für die directe Reizempfänglichkeit der Oberhautzellen. Denn gegen die unempfindliche obere Gelenkhälfte muss schon ein erheblicher Druck oder Stoss ausgeübt werden, um die Reizung der unteren Gelenkhälfte zu erzielen.

In dem Gelenke von Mimosa lässt sich zwar die Contraction und die Volumabnahme der Zellen nicht direct messen, jedoch ergiebt sich aus anderen Beobachtungen, dass, analog wie bei den Cynareenstaubfäden, aus den reagirenden Zellen Wasser hervorschiesst, das die Intercellularräume partiell injicirt und in diesen zum Theil in die angrenzenden Gewebe des Blattstieles und des Stengels geleitet wird[2]), möglicherweise auch in geringer Menge in das Gefässbündel übertritt. In wie weit für den Uebertritt von Wasser in das Gefässbündel die Reizleitungen sprechen, werden wir fernerhin hören (II, § 95). Der Austritt von Wasser aus dem Gelenkparenchym kann aber direct wahrgenommen werden, nachdem der Blattstiel durch einen scharfen Schnitt abgetrennt ist. Wird dann, nach dem Aufenthalt in dampfgesättigter Luft, gereizt, so schiesst bei kräftiger Reizkrümmung Wasser aus der Schnittfläche hervor, und bei sorgfältiger Beobachtung sieht man, dass dasselbe zunächst aus den inneren, jedoch nicht aus den innersten Parenchymschichten der unteren Gelenkhälfte kommt. Ein wenig später dringt zuweilen auch etwas Wasser aus den entsprechenden Zellen der oberen Gelenkhälfte hervor (Pfeffer, l. c. p. 32).

Dieses Austreiben von Luft und Wasser macht es verständlich, dass bei einer Reizkrümmung (nach mikrometrischen Messungen) die untere Gelenkhälfte erheblich an Volumen abnimmt, während die sich verlängernde, obere Gelenk-

---

1) Die Untersuchungen von A. Borzì (L'apparato di moto delle Sensitive 1899, p. 17 des Separat. a. Rivista di Scienze Biologiche Bd. IV) sind nicht derart ausgeführt, dass sie die Sensibilitätsvertheilung im Gewebe aufklären könnten. [Vgl. Haberlandt, l. c. 1901, p. 79. Dieser Forscher (p. 88) vermuthet, dass bei Biophytum sensitivum die Haare an den Gelenken direct perceptionsthätig sind.]

2) Damit steht im Einklang, dass G. Bonnier (Revue général d. Botan. 1892, Bd. 4, p. 512) an einem Manometer, das neben der Insertionsstelle des Gelenkes in den Stengel von Mimosa pudica eingesetzt war, eine geringe Luftdruckschwankung beobachtete, wenn an dem Gelenk eine Reizbewegung ausgelöst wurde.

hälfte ein klein wenig an Volumen zunimmt (Pfeffer l. c. p. 23). Dafür, dass bei diesem Vorgang ein Theil der Luft durch Wasser verdrängt wird, spricht ferner das plötzliche Auftreten einer dunkleren Färbung, eine Veränderung, die man bei partieller Injection mit Wasser und ebenso in der unteren Gelenkhälfte, als Folge der Reizung, auch dann beobachtet, wenn man durch Festhalten des Blattstieles die Ausführung der angestrebten Krümmung verhindert[1]). Das Vorhandensein des communicirenden Intercellularsystemes in den inneren Parenchymschichten (im Schwellgewebe) begünstigt offenbar den schnellen Austritt und die Fortleitung von Wasser, indess ist damit nicht ausgeschlossen, dass auch die äusseren Parenchymschichten mit genügender Schnelligkeit Wasser abgeben können, obgleich zwischen diesen Zellen ein communicirendes Intercellularsystem nicht entwickelt ist[2]). Aus diesen anatomischen Verhältnissen kann man also nicht schliessen, dass die äusseren Gewebeschichten des Gelenkes nicht oder in untergeordneter Weise reactionsthätig sind.

Einen weiteren und wichtigen Beweis dafür, dass die Reizkrümmung durch die Senkung der Turgorenergie verursacht wird, liefert die mit der Reizung verknüpfte Erschlaffung des reagirenden Organes, die ja nur auf der Verminderung der Turgorspannung in den Zellen beruhen kann (II, p. 57, 65). Diese Turgorsenkung ist aber so ansehnlich, dass nach Brücke[3]) der nach der Methode dieses Autors gemessene Ausschlagwinkel in dem gereizten Gelenke von Mimosa pudica 2—3 mal grösser ist, als in dem ungereizten Gelenke. Aehnliche Verhältnisse wurden von Hofmeister[4]) für die Staubfäden der Cynareen constatirt. Hierdurch wird zugleich bewiesen, dass auch bei Mimosa (über Cynareen vgl. II, p. 448) das Hervorpressen des Wassers nicht durch eine active Aenderung der elastischen Eigenschaften der Zellhaut verursacht wird, da die Steigerung des von der Zellhaut ausgehenden Druckes eine Erhöhung der Biegungsfestigkeit der Zelle und der Gewebe bewirken würde. Da aus der zur Aequilibrirung der Reizbewegung nöthigen Gegenwirkung sich ferner ergiebt, dass die Energie, mit der die Reizbewegung in dem Gelenk von Mimosa pudica angestrebt wird, einer Turgorsenkung von 2—5 Atmosphären entspricht[5]), so

---

1) Pfeffer, l. c. p. 35. Dass diese von Lindsay (1827) beobachtete Farbenänderung nicht bei allen Individuen deutlich eintritt, beruht vielleicht darauf, dass die Luft aus den Intercellularräumen zwar stets nur partiell, unter Umständen aber vielleicht kaum verdrängt wird. Es ist also wohl möglich, dass Schwendener (l. c. p. 212) mit Pflanzen arbeitete, die keine Farbenänderung erkennen liessen. Neuerdings wurde diese Farbenänderung von Macfarlane (Biological lectures 1894, p. 205) an verschiedenen Arten von Mimosa, besonders schön bei Mimosa sensitiva, beobachtet.

2) Pfeffer, l. c. p. 11; Schwendener, l. c. p. 212.

3) E. Brücke, Müller's Archiv f. Physiologie 1848, p. 40. Ueber die Messungsmethode vgl. diesen Band, p. 378. — Warum beim Chloroformiren sowie bei dem Sistiren der Reizbarkeit durch continuirliche Erschütterung im Gelenk eine Zunahme der Biegungsfähigkeit eintritt, ist causal noch nicht aufgehellt. Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 65.

4) W. Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 311; Pfeffer, l. c. p. 145.

5) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 111. — In Bezug auf die Staubfäden der Cynareen vgl. II, p. 448.

kann auch bei dieser Pflanze die Reizbewegung nicht auf einer activen Contraction des Protoplasten beruhen.

Der Umstand, dass bei der Reizbewegung des Gelenkes von Oxalis acetosella[1]) die Biegungsfestigkeit sinkt, dass ferner an dem durchschnitttenen Staubfaden von Berberis vulgaris[2]) bei der Reizkrümmung, unter günstigen Verhältnissen, Wasser aus der Schnittfläche hervortritt, macht es wahrscheinlich, dass der Reizbewegung dieser Objecte, wie voraussichtlich vielen Stossreizungen (vgl. II, p. 446), dieselbe Zellmechanik zu Grunde liegt, wie bei den Gelenken von Mimosa und den Staubfäden der Cynareen.

§ 92. Fortsetzung.

Mit dem Nachweis, dass die Reizung eine Turgorsenkung verursacht, und dass die Reizbewegung aus dem Zusammenwirken der variabeln Turgorenergie und der constanten Elasticität der Wandungen (bezw. der passiven Gewebe) resultirt, sind die zunächst maassgebenden, mechanischen Factoren präcisirt. Nunmehr ist es Aufgabe, die Ursachen der Turgorsenkung aufzuklären. Da die hierdurch entwickelte Energie nicht durch die active Contraction und Expansion des Protoplasten geliefert werden kann (II, p. 448, 452), so muss es sich in der Hauptsache um eine Variation der osmotischen Energie handeln, die sich unter den obwaltenden Verhältnissen allein oder wesentlich im Zellsaft abspielt[3]). Auf welche Weise diese Senkung des osmotischen Druckes erzielt wird, ist noch unbekannt und kann nur von Fall zu Fall empirisch ermittelt werden. Aus dem schnellen Verlauf der Reaction lässt sich, wie schon früher betont wurde, kein bestimmter Schluss ziehen, da durch eine jede der (II, p. 375) genannten Modalitäten eine plötzliche Senkung der osmotischen Energie herbeiführbar ist, da ferner in jedem Falle die Wasserauspressung eine Druckfiltration ist, deren Verlauf allein von der durch die Turgorsenkung hergestellten Spannung und von der Filtrationsfähigkeit der betreffenden Zellen und Gewebe abhängt[4]).

---

1) Pfeffer, Physiolog. Untersuchung. 1873, p. 74.

2) Pfeffer, l. c. p. 158. — In den Staubfäden von Berberis sind übrigens der Regel nach Intercellularräume vorhanden. Vgl. Pfeffer, Zur Kenntniss d. Plasmahaut u. d. Vacuolen 1890, p. 326 Anm. 2.

3) Näheres bei Pfeffer, Zur Kenntniss d. Plasmahaut und d. Vacuolen 1890, p. 333.

4) Vgl. diesen Band p. 377, und Pfeffer, Zur Kenntniss d. Plasmahaut u. d. Vacuolen 1890, p. 329. An dieser Stelle ist auch hervorgehoben, dass Vines (Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1878, Bd. II, p. 146) und Gardiner (Annals of Botany 1887/88, Bd. I, p. 366) eine active Contraction des Protoplasmas als Ursache der Reizcontraction annahmen, ohne maassgebende Argumente beizubringen und ohne zu erklären, wie auf diese Weise die ausgelöste hohe Energie entwickelt werden kann. In meiner oben citirten Arbeit (1890) ist ferner darauf hingewiesen, dass die Turgorsenkung voraussichtlich nicht durch eine active Pumpwirkung verursacht wird, welche das Wasser nach Aussen schafft (vgl. Bd. I, p. 253), oder dadurch, dass, analog wie bei gewissen Vacuolen (II, § 139), der Zellsaft durch ein locales Einreissen des Protoplasmas hervorschiesst. Ebenso sei (vgl. Bd. I, p. 121) nochmals betont, dass, so lange die Diosmose von gelösten Stoffen nicht eintritt, durch eine Erhöhung der Filtrationsfähigkeit des Plasmas oder der Zellhaut keine Turgorsenkung zu Stande kommt (I, p. 121).

Bis dahin ist es nicht gelungen, durch sichtbare Veränderungen in der Zelle, Anhaltspunkte für die Aufklärung der durch die Reizung ausgelösten Processe zu gewinnen. Bei den Staubfäden der Cynareen wird durch die Reizung nicht einmal die Plasmaströmung gestört, gleichviel, ob die Contraction der gereizten Zelle stattfindet oder mechanisch verhindert ist[1]. Falls aber sichtbare Reactionen eintreten, so muss natürlich immer entschieden werden, ob diese Vorgänge direct oder indirect durch die Stossreizung, oder ob sie durch andere, gleichzeitige Auslösungen veranlasst werden. So hängen augenscheinlich die weiterhin (II, § 94) zu besprechenden Veränderungen in den gereizten Zellen von Drosera und Dionaea ganz oder theilweise mit der secretorischen Thätigkeit zusammen. Auch ist es selbstverständlich, dass durch sichtbare Veränderungen in der Gestaltung des Protoplasten, in der Lage der Chloroplasten u. s. w. (die durch verschiedene Eingriffe, auch ohne eine Modification des Turgors, verursacht werden), noch nicht die Ursache der Turgorsenkung und der Reizcontraction angezeigt wird[2]. Das ist auch dann nicht der Fall, wenn bei gewissen Pflanzen durch die Reizung eine Abhebung des Protoplasten von der Zellwand veranlasst werden sollte (II, p. 450)[3].

Eine bessere Kenntniss der motorischen Vorgänge wird wohl auch einige Einsicht in die sensorischen Processe gewähren, oder wenigstens in die Verkettung dieser mit den motorischen Vorgängen. Derzeit ist über die sensorischen Processe nichts Bestimmtes bekannt, wenn man auch, wie bei anderen Auslösungen, berechtigt ist, anzunehmen, dass die Perception im lebendigen Protoplasma vor sich geht. Im allgemeinen kann man aber auf Grund der empirischen Erfahrungen sagen, dass der mechanische Reiz in der sensibeln Pflanze den explosionsartigen Zerfall einer labilen Constellation veranlasst, durch den plötzlich die Spannungsenergie ausgelöst wird, deren Herstellung und Wiederherstellung unabhängig von den sensorischen und auslösenden Processen ist. Denn letzteres ergiebt sich daraus, dass sich die Organe auch dann in die Ausgangslage zurück-

---

1) Pfeffer, Physiol. Untersuch. 1873, p. 138; Bot. Zeitung 1875, p. 290, Anmerkung.

2) Die angedeuteten Principien sind z. B. auch nicht in zureichendem Maasse bei den Untersuchungen A. Borzi's (L'apparato di moto delle Sensitive, Rivista di Scienze Biologiche 1899) beachtet. Ebenso z. B. nicht in den Studien von G. Chauveaud (Compt. rend. 1894, Bd. 119, p. 103) und Heckel (vgl. die Kritik dieser Arbeit in Bot. Ztg. 1875, p. 289 u. 1876, p. 9) an den Staubfäden von Berberis. Uebrigens hat Heckel zum Theil die durch Plasmolyse oder Tödtung erzielten Artefakte als Reizerfolge angesprochen.

3) Bis jetzt ist auch die Veränderung der elektrischen Ströme, sowie die Wärmetönung in der Pflanze noch nicht ausgenutzt, um Aufschluss über die Reizvorgänge zu erhalten. Was über elektrische Ströme bekannt ist, wird in II, § 161—162 mitgetheilt. Auch sei hier nur die Thatsache erwähnt, dass nach P. Bert (Mémoir. d. l'Academ. d. Bordeaux 1870, Bd. 8, p. 43; Compt. rend. 1889, Bd. 69, p. 895) das primäre Gelenk bei Mimosa pudica etwas kühler als der Blattstiel und der Stengel ist und dieses auch bei einer Reizbewegung bleibt, obgleich dabei eine kleine Temperaturerhöhung des Gelenkes eintritt. Die bezüglichen Temperaturbestimmungen wurden mittelst thermoelektrischer Nadel und Multiplicator ausgeführt (vgl. § 156). — Nach G. Kraus (Wasservertheilung i. d. Pflanze 1880, II, p. 68) nimmt beim Schütteln von wachsenden Sprossen der Zuckergehalt in denselben zu, während der Säuregehalt häufig abnimmt. Bei Nachuntersuchungen, die ich durch Herrn Niklewski ausführen liess, wurde aber keine Zunahme des Zuckers gefunden.

begeben, wenn die Wiedergewinnung der Sensibilität durch Chloroformiren, dauernde Erschütterungen u. s. w. (II, p. 443) sistirt ist. Der allmähliche Wiedergewinn der Sensibilität nach der Herstellung normaler Bedingungen beweist zugleich, dass etwas Neues hinzukommt, ohne dass wir sagen können, ob es sich um die Schaffung eines auf Stoss explosionsartig zerfallenden Stoffes oder Baues, oder um andere Vorgänge handelt[1]). Uebrigens ist in vielen Reizvorgängen eine Unterdrückung der Sensibilität, bei Fortbestehen der Actionsfähigkeit, möglich (II, § 121, 122), und es scheint, dass in der Regel die Empfindlichkeit für Stossreize leichter aufgehoben wird, als die Empfindlichkeit gegen andere Reize (II, § 105)[2]).

Historisches. Die obige Darlegung des Zellmechanismus bei den Reizbewegungen des Gelenkes von Mimosa und der Staubfäden der Cynareen basirt auf meinen Physiologischen Untersuchungen (1873) und einigen Ergänzungen, die durch meine Osmotischen Untersuchungen (1877, p. 188) ermöglicht wurden[3]). Denn wenn auch Brücke[4]) in seinen bahnbrechenden Untersuchungen die Reizkrümmungen von Mimosa pudica als eine Folge der mit Wasseraustritt verbundenen Erschlaffung der reizbaren Gelenkhälfte erkannt hatte, so ging doch dieser Forscher auf die Zellmechanik nicht näher ein, und es blieb somit unentschieden, ob die durch die Reizung verursachte Veränderung in dem Zellinhalt oder in der Zellhaut zu suchen sei. Weiterhin finden wir dann bei Cohn[5]) und bei Unger[6]) die irrige Annahme, die Reizbewegung der Staubfäden der Cynareen komme durch eine Formänderung der Zellen, ohne Wasseraustritt, zu Stande. Dabei neigt Cohn zu der Ansicht, dass die Bewegung auf einer activen Contraction des Protoplasmas beruhe, eine Ansicht, die später auch von Vines und Gardiner vertreten wurde (vgl. II, p. 453 Anm.). Dagegen sieht Hofmeister[7]), gestützt auf unrichtige und unklare Argumentationen, die Zellhaut als den reizbaren Theil an.

Die allmähliche Entwickelung der Erkenntniss, dass und wie die Krümmung in dem Gelenk von Mimosa pudica durch den Antagonismus der Gelenkhälften zu Stande kommt, ist in meinen Physiologischen Untersuchungen (p. 3) geschildert. Erwähnt sei nur, dass Lindsay (1790) die Senkung des Hauptblattstieles auf die Expansion der oberen Gelenkhälfte schob, während Burnett und

---

1) Vgl. Pfeffer, Physiol. Untersuch. 1873, p. 143; Osmotische Untersuchung. 1877, p. 192. An der letztgenannten Stelle ist auch mitgetheilt, dass ein Versuch, die Staubfäden der Cynareen durch Tonschwingungen zu reizen, keinen Erfolg hatte.

2) An Schnitten aus den Staubfäden der Cynareen oder aus dem Gelenk von Mimosa pudica stellt sich die Reizbarkeit nicht wieder ein.

3) Aeltere Anschauungen, dass die Spiralgefässe die contractilen Theile seien u. s. w., sind in meinen Physiol. Unters. p. 1 angeführt. Den Versuch, die Reizbewegungen von Mimosa pudica mechanisch zu erklären, machte schon Ray, in Historia plantarum 1686, p. 1. Einige Experimente mit dieser Pflanze führte auch Hooke aus (Micrographia 1767, p. 119). Vgl. auch Sachs, Geschichte d. Botanik 1875, p. 579.

4) E. Brücke, Archiv f. Physiologie 1848, p. 443. Abgedruckt in Ostwald's Klassikern Nr. 95.

5) Cohn, Abhandlg. d. schlesisch. Gesellsch. f. vaterl. Cultur 1861, Heft 1, p. 28. Fernerhin verglich Cohn die contractilen Zellen einfach mit dem Muskel (Zeitschr. f. wiss. Zoologie von Siebold u. Kölliker 1863, Bd. 12, p. 366).

6) Unger, Bot. Ztg. 1862, p. 112; 1863, p. 350.

7) Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 300. Vgl. ferner Flora 1862, p. 502 u. Pfeffer, Physiol. Untersuch. 1873, p. 6, 128.

Mayo[1]) zwar erkannten, dass nur die untere Gelenkhälfte reizbar ist, indess den Mechanismus nicht allseitig correct auffassten. Nachdem dann allmählich durch Dutrochet, Treviranus, Mohl bestimmtere Vorstellungen über die Spannung des Schwellparenchyms gegen das Gefässbündel angebahnt waren, stellte Brücke (l. c.) fest, dass die Einkrümmung durch die Erschlaffung des Parenchyms der reizbaren Gelenkhälfte verursacht wird[2]).

Auf die verschiedene Ausbildung und Abstufung der Reizbarkeit an den Blättern von Mimoseen, Papilionaceen, Oxalideen u. s. w. wurde schon II, p. 434 hingewiesen[3]). Es sei desshalb nur kurz erwähnt, dass eine schwache Erschütterungsreizbarkeit der Blättchen bereits von Meyen[4]) bei Gleditschia triacantha, von Mohl[5]) bei Robinia pseudacacia, viscosa, hispida beobachtet wurde. Bei verschiedenen Pflanzen sind auch schon die Cotyledonen reizbar, wie A. P. de Candolle[6]) für Mimosa pudica, Ch. Darwin[7]) für Oxalis sensitiva, Smithia sensitiva und einige Arten des Genus Cassia constatirte.

Dionaea und Aldrovandia. Bei der Reizung des Blattes von Dionaea muscipula erfolgt ein plötzliches Zusammenschlagen der beiden Blatthälften, die zugleich etwas hohl werden, so dass die Randstacheln wie Schneidezähne ineinander greifen (vgl. Fig. 53, II, p. 435)[8]). Abgesehen von der Marginalzone scheint das ganze Blatt bei der Krümmungsbewegung activ betheiligt zu sein. Nach Batalin's Messungen soll die ansehnlichste Krümmung in einer dem Mittelnerv parallelen Zone vor sich gehen und die Mittelrippe wenig oder gar nicht bei der Bewegung betheiligt sein, während nach Ch. Darwin (l. c. p. 286) in der Mittelrippe eine ansehnliche Bewegung stattfindet. Die Bewegung wird nach Batalin (l. c. p. 110) wesentlich durch Wachsthum vermittelt; jedoch ist noch nicht entschieden, ob sich in dieser Hinsicht junge und alte Blätter gleich verhalten. Ferner ist durch die Beobachtungen und Discussionen von Ch. Darwin und Munk noch nicht erledigt, ob den Bewegungen von Dionaea ganz oder theilweise ein ähnlicher Zellmechanismus zu Grunde liegt, wie den Bewegungen in den Blattgelenken von Mimosa pudica.

Analog wie bei Mimosa ist die ganze Innenseite des Blattes reizbar, indess kommt den Borstenhaaren (Fühlhaaren, Fühlborsten), die sich in Dreizahl auf

---

1) Burnett u. Mayo, Quarterly Journal of Science, Literat. and Arts 1827, Bd. 24, p. 79; 1828, Bd. 25, p. 434.

2) Erwähnt sei nur, dass ohne Bedeutung eine ausgedehnte Arbeit von D. D. Cunningham (Annals of Royal Botanic. Garden Calcutta 1895, Bd. 6, P. I) ist, in welcher sogar angezweifelt wird, dass es sich bei Mimosa pudica um Reizbewegungen handelt.

3) Aufzählungen von reizbaren Pflanzen bei A. Hansgirg, Physiologische und Phycophytolog. Unters. 1893, p. 118; Neue Unters. üb. d. Gamo- und Karpotropismus 1896, p. 102 (Sep. a. Sitzungsb. d. böhm. Gesellsch. d. Wissensch.). Eine Liste von zahlreichen reizbaren Pflanzen findet sich auch schon bei Dassen, in Wiegmann's Archiv f. Naturgeschichte 1838, Bd. I, p. 347; Meyen, Physiologie 1839, Bd. 3, p. 539.

4) Meyen, l. c. p. 540.

5) H. Mohl, Vermischte Schriften 1845, p. 372.

6) A. P. de Candolle, Physiologie, übers. v. Röper 1835, Bd. 2, p. 647.

7) Ch. Darwin, Bewegungsvermögen der Pflanzen 1881, p. 105, 107.

8) Näheres bei: Ch. Darwin, Insectenfressende Pflanzen 1876, p. 258; Munk, Die elektrischen- und Bewegungserscheinungen am Blatte von Dionaea muscipula 1876, p. 97; Batalin, Flora, 1877, p. 105; Burdon-Sanderson, Proceedings of the Royal Society 1877, Bd. 25, p. 411; Philosophic. Transact. 1882, p. 48 d. Separat.; Goebel, Pflanzenbiolog. Schilderung 1891, II, p. 68; 1893, II, p. 201; M. Macfarlane, Contributions from the Biological Laboratory of Pennsylvania 1892, Bd. I, p. 7; Biological Lectures 1894, p. 187. [Siehe besonders Haberlandt, Sinnesorgane 1901, p. 108.]

jeder Blatthälfte finden (vgl. Fig. 53), eine sehr bevorzugte Sensibilität zu. Nach Munk (l. c. p. 103) soll dieses allein dadurch bedingt sein, dass vermöge des Aufbaues ein auf das Haar ausgeübter Druck besonders stark auf das angrenzende reizbare Blattparenchym wirkt. Indess sind offenbar auch die Zellen in der Basis des Haares sensibel und reactionsfähig, da sie bei einer Reizung zu erschlaffen scheinen[1]). Eine solche Erschlaffung kann auch nur vortheilhaft sein, um in dem gelenkartigen Basaltheil das Ausbiegen des Haares zu begünstigen, das nöthig ist, um das ungehinderte Zusammenschlagen des Blattes zu gestatten.

Das Blatt ist zwar nicht so empfindlich, dass durch den Aufschlag eines Wassertropfens immer eine Reizung erfolgte (Ch. Darwin, l. c. p. 273), die indess nach Munk durch einen kräftigen Wasserstrahl und ferner nach meinen[2]) Erfahrungen durch die Berührung mit einem feuchten Gelatinestab ausgelöst wird (vgl. II, p. 435). Das Blatt reagirt also auf Stossreize, jedoch ist noch nicht untersucht, ob demselben zugleich eine Tastreizbarkeit zukommt. — Ueber die Auslösung durch Summation von Berührungen vgl. II, p. 412. Ueber die elektrischen Vorgänge bei der Reizung siehe II, § 162.

Bei Aldrovandia vesiculosa ist der Bewegungsmechanismus augenscheinlich ähnlich wie bei Dionaea, und auch bei dieser Pflanze scheint die Reizbewegung besonders leicht durch die Berührung der auf der Innenseite des Blattes befindlichen Haare ausgelöst zu werden. Die Blätter dieser Pflanze öffnen sich nur bei höherer Temperatur, sind dann aber schon durch eine leichte Berührung zu einer Reizreaction zu bringen. Näheres ist zu ersehen bei Stein, Bot. Zeitung 1874, p. 389; Cohn, Beiträge z. Biolog. 1875, I, Heft 3, p. 71; Darwin, Insectenfressende Pflanzen 1876, p. 290; Goebel, Pflanzenbiolog. Schilderungen 1893, II, p. 70; Haberlandt, Physiolog. Pflanzenanatomie II. Aufl., 1896, p. 480; Biolog. Centralbl. 1901, Bd. 21, p. 375. [Siehe besonders Haberlandt, Sinnesorgane etc. 1901, p. 103.]

Staubfäden. Alle Cynareen scheinen mehr oder weniger reizbare Filamente zu besitzen, die aber auch bei einzelnen Arten aus anderen Abtheilungen der Compositen vorkommen, z. B. bei Cichorium intybus und Telekia speciosa. Jedoch sind, wie schon (II, p. 449) bemerkt wurde, nicht alle diejenigen Staubfäden zu einer merklichen Reizbewegung befähigt, die mit sehr dehnbaren Wandungen ausgestattet sind[3]).

Von anderen Staubfäden schliessen sich, wie schon (II, p. 453) erwähnt, die von Berberis[4]) und Mahonia dem Bewegungsmechanismus von Mimosa pudica

---

1) Die Zellen in der Spitze des Haares sind nicht empfindlich, da man dieselben nach Munk (l. c. p. 103) wegschneiden kann, ohne dass eine Reizung erfolgt. Ueber den Bau dieser Haare vgl. Haberlandt, Physiolog. Anatom. II. Aufl. 1896, p. 481 [u. Sinnesorgane l. c.].

2) Pfeffer, Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1885, Bd. I, p. 518.

3) Vgl. Pfeffer, Physiol. Untersuch. 1873, p. 151, 107. — Eine ausführliche Aufzählung bei A. Hansgirg, Physiol. u. Phycophytol. Untersuch. 1893, p. 141; Neue Untersuch. üb. d. Gamo- u. Karpotropismus 1896, p. 106 (Sep. a. Sitzungsb. d. böhm. Gesellsch. d. Wissenschaften).

4) Pfeffer, Physiol. Untersuch. 1873, p. 127, 158. Weiterhin (Zur Kenntniss d. Plasmahaut u. d. Vacuolen 1890, p. 326 Anm.) habe ich dann hervorgehoben, dass sich in dem actionsthätigen Gewebe normalerweise Intercellularräume finden. In diesem Buche Bd. II, p. 454, Anm. ist ferner auf die sichtbaren Veränderungen im Zellinhalt hingewiesen, die nach Heckel und Chauveaud bei einer Reizung eintreten sollen. — Eine Literaturzusammenstellung bei A. Usteri, Bot. Centralbl. 1900, Bd. 84, p. 228.

an. Auch bei den Staubfäden[1]) anderer Pflanzen, die sich nach einer Berührung entweder dem Griffel nähern oder sich von demselben entfernen, handelt es sich augenscheinlich um Stossreizbarkeit[2]). Offenbar wird es durch den anatomischen Bau und die Vertheilung der reizbaren Gewebe bewirkt, dass sich die Staubfäden von Helianthemum und anderen Cistineen, sowie die von Mesembryanthemum bei jeder Reizung in einer bestimmten Ebene bewegen, während bei den Filamenten von Opuntia und Cereus, sowie in geringerem Grade bei den Staubfäden von Sparmannia und anderen Tiliaceen und Portulaceen, eine Berührung der Seitenfläche, neben der Einwärts- oder Auswärtskrümmung, eine gewisse Beugung nach der gereizten Flanke veranlasst.

Reizbare Narben, die bei einer Berührung zusammenschlagen, besitzen z. B. Mimulus, Martynia, Bignonia, Goldfussia[3]). Ein Griffel, in dem durch eine Berührung eine Krümmungsreizung ausgelöst wird, ist für Glossostigma elatinoides[4]) und für Arctotis[5]) bekannt.

Für alle diese reizbaren Staubgefässe (abgesehen von Berberis), Narben, Griffel, sowie für die reizbaren Lippen der Blüthe einiger Orchideen[6]), ist nicht einmal ermittelt, ob die Bewegung durch Wachsthum oder elastische Contraction ausgeführt wird. Es lässt sich also nicht bestimmt sagen, ob und in wie weit die Zellmechanik mit den Vorgängen in den Staubfäden der Cynareen und der Gelenke von Mimosa übereinstimmt. (Ueber Reizleitungen vgl. II, § 95.)

Auf die Schnellbewegungen bei Stylidium und einigen anderen Objecten, welche einfach durch die Beseitigung der mechanischen Hemmung veranlasst werden, ist bereits II, p. 384 hingewiesen. Eine Anzahl hierhergehöriger Beispiele ist auch bei Hansgirg, l. c. 1893, p. 149 zusammengestellt.

§ 93. Bewegungen durch Tastreizung.

Nachdem das Wesen, die Bedeutung und Verbreitung der Tastreizbarkeit allgemein behandelt ist, sind im Folgenden nur einige Ergänzungen und Erweiterungen nachzutragen[7]). Dabei haben wir aber nicht auf die Rankenkletterer, diese ausgezeichneten Beispiele für Tastreizbarkeit, einzugehen, die schon ausführlich besprochen wurden (II, § 86—88). Bei dieser Gelegenheit ist bereits auf die specifisch verschiedene Ausbildung der Tastreizbarkeit hingewiesen, die

---

Nach Haberlandt (l. c. 1901, p. 24) ist bei den Staubfäden von Berberis und Mahonia besonders die papillöse Partie der Innenseite sensibel.

1) Thatsachen und Literatur sind mitgetheilt bei A. Hansgirg, l. c. 1893 und 1896: Beihefte zum Botan. Centralbl. 1902, Bd. 12, p. 273. [Haberlandt, l. c. 1901, p. 17, 21, 32, 46, 51.]

2) Vgl. auch Pfeffer, Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1885, Bd. I, p. 518.

3) Weitere Beispiele sind bei Hansgirg, l. c. 1893 u. 1896 namhaft gemacht. Vgl. ferner W. Oliver, Ber. d. bot. Gesellsch. 1887, p. 112; M. Miyoshi, Journal of the College of Science Japan 1891, Bd. 4, p. 205. [Haberlandt, l. c. 1901, p. 55, 58.] Nach W. Burk (Bot. Centralb. 1902, Bd. 89, p. 645) sollen sich die Narben von Mimulus und Torenia bei Bestäuben mit Pollen nur dann schliessen, wenn durch den schwellenden Pollen zugleich Wasser entzogen wird.

4) Citirt bei Hansgirg, l. c. 1893, p. 149.

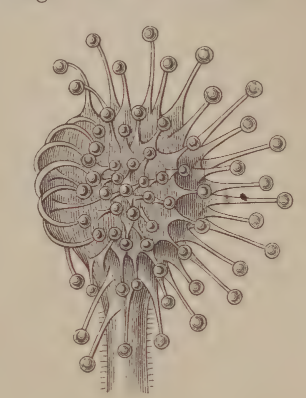
5) R. v. Minden, Flora 1901, p. 238. [Haberlandt, l. c. 1901, p. 60.]

6) Vgl. II, p. 435. Weitere Lit. bei Oliver und bei Hansgirg, l. c. 1893, p. 150.

7) Ueber Tastreizungen, die nicht eine Krümmung, sondern anders geartete Reactionen veranlassen, vgl. Bd. II, p. 150.

zumeist so zurücktritt, dass sie bei den wachsenden Stengel- und Blattorganen in der Regel nicht nachweisbar ist (vgl. II, p. 439). Ebenso geht nach Newcombe[1]) den Keimwurzeln die thigmotropische Empfindlichkeit ab, da die schwachen Krümmungen, welche Sachs[2]) beobachtete, als er auf die wachsthumsthätige Region eine kräftige Berührung oder Reibung wirken liess, traumatischer Natur sind. Da aber die zum Klettern bestimmten Wurzelranken von Vanilla und einigen anderen Pflanzen ausgesprochen thigmotropisch sind (II, p. 416), so ist wohl zu erwarten, dass eine schwache Contactreizbarkeit auch noch bei einzelnen anderen Wurzeln gefunden wird.

Eine ausgesprochene Contactreizbarkeit besitzt ferner der Sporangiumträger von Phycomyces nitens, an dem sich bei einseitiger Berührung der wachsenden Spitze zuweilen schon nach einigen Minuten der Beginn einer Reizkrümmung einstellt, die nur in der wachsthumsthätigen Region ausgeführt wird[3]). Da nun bei diesem einzelligen Gebilde eine Reaction nicht durch eine Berührung ausgelöst wird, die unmittelbar unterhalb der wachsenden Region angreift, so muss entweder die Perception auf die wachsende Spitze beschränkt oder die Befähigung zu einer nennenswerthen Fortpflanzung der ausgelösten Reizung nicht vorhanden sein. Uebrigens ist in den Rhizoiden dieses Pilzes die Contactreizbarkeit nicht ausgebildet. Aehnlich wie Phycomyces verhalten sich Mucor mucedo, stolonifer u. s. w. Dagegen wird bei dem Conidienträger von Aspergillus, Penicillium u. s. w., sowie bei Pollenschläuchen[4]), wie es scheint auch bei Wurzelhaaren[5]), durch Berührung keine merkliche Krümmungsbewegung hervorgerufen.


Fig. 56. Blatt von Drosera rotundifolia, an dem die Tentakeln der einen Seite eine Reizkrümmung ausführen (vergrössert).

---

1) F. C. Newcombe, nach brieflichen Mittheilungen und der inzwischen erschienenen Publikation in Beiheft. zum Botan. Centralblatt 1902, Bd. 12, p. 242.

2) J. Sachs, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1873, Bd. I, p. 437; Ch. Darwin, Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 132. — Irrthümlicherweise wurde von Ch. Darwin (l. c. p. 109—171) der Wurzelspitze eine specifische Contactreizbarkeit zugeschrieben, durch die ein Hinwegkrümmen von dem berührenden Körper veranlasst werden sollte. Dass diese Krümmung aber durch Verletzung der Wurzelspitze, also durch einen traumatischen Reiz, ausgelöst wird, ist aus II, § 117 zu ersehen.

3) Errera, Bot. Ztg. 1884, p. 653; Wortmann, Bot. Ztg. 1887, p. 803; Steyer, Reizkrümmungen bei Phycomyces nitens 1901, p. 19. Dass nur feste Körper reizend wirken, wurde von Wortmann constatirt. — Ueber die Wachsthumsvertheilung und die Entwickelungsperiode von Phycomyces nitens vgl. Bd. II, p. 12. Die grösste Reactionsfähigkeit besteht in der Streckungsperiode. Jedoch auch vor der Bildung des Sporangiums ist eine schwächere Reactionsfähigkeit vorhanden, die während der Formirung des Sporangiums zugleich mit dem Wachsthum sistirt wird. [Vgl. auch Trzebinski, dieses Buch Bd. II, p. 428 Anm.]

4) Kny, Sitzungsber. d. Bot. Vereins v. Brandenburg 12. Juni 1881; Dietz, Unters. a. d. Botan. Institut z. Tübingen 1888, Bd. II, p. 482; Miyoshi, Flora 1894, p. 86.

5) Ueber die Verwachsung mit Bodentheilen vgl. Bd. I, p. 147. Ueber die Bildung von Haftorganen bei Pilzen etc. in Folge eines Contactreizes siehe Bd. II, p. 151.

Während bei den genannten Pflanzen die Reaction an der direct berührten Stelle eintritt, sind die Tentakeln des Blattes von Drosera rotundifolia (Fig. 56), longifolia, intermedia und einigen anderen Arten ein ausgezeichnetes Beispiel für die räumliche Trennung von Perception und Action (I, p. 13; II, § 120)[1]. Denn der Tastreiz und ebenso der chemische Reiz (II, § 94) werden nur in dem Drüsenköpfchen percipirt, die ausgelöste Krümmungsbewegung aber wird in dem basalen und mittleren Theil des Stieles ausgeführt. Beide Reizungen wirken häufig zusammen, z. B. dann, wenn ein Insect auf das Blatt geräth (I, p. 364). In Hinsicht auf den gleichen Reactionserfolg soll an dieser Stelle auch schon einige Rücksicht auf die chemischen Reizwirkungen genommen werden. Da die chemischen Reize im allgemeinen energischer und nachhaltiger wirken, als die mechanischen Reize, so erfolgt bei Fortdauer einer mässigen Tastreizung leichter ein partieller Rückgang der Krümmung[2], als bei Fortdauer der chemischen Reizung. So erklärt es sich, dass die völlige Einkrümmung der Tentakeln bei Reizung durch ein Glasstückchen nur einige bis 24 Stunden, bei Reizung durch ein Insect unter Umständen aber 1 bis einige Wochen, d. h. so lange anhält, bis mit dem Verdauen des Insectes die Aufnahme der Verdauungsproducte und damit die chemische Reizung aufhört[3].

Die Beschränkung der Perceptionsfähigkeit auf das Köpfchen und die zunächst angrenzende Zone ergiebt sich, wie Ch. Darwin (l. c. p. 208, 249) nachwies, daraus, dass eine Krümmungsreaction ausgelöst wird, wenn der mechanische oder chemische Angriff gegen das Köpfchen, nicht aber, wenn er gegen den Tentakelstiel oder gegen die Blattlamina gerichtet ist. Demgemäss kann ein Tentakel nach Wegschneiden seines Köpfchens nicht mehr direct, wohl aber indirect gereizt werden. Denn von dem mechanisch oder chemisch gereizten Köpfchen strahlt ein Impuls aus, der nicht nur in dem tragenden Tentakel eine Reaction hervorruft, sondern auch durch Vermittlung der Blattlamina auf andere Tentakeln fortgepflanzt wird und in diesen eine Reizkrümmung auslöst. Diese tritt auch in dem decapitirten Tentakel ein, der somit die Perceptionsfähigkeit, aber nicht die Actionsfähigkeit einbüsste (Darwin, l. c. p. 208, 249).

Die Perceptionsfähigkeit kommt auch den auf der Blattmitte befindlichen kleinen Tentakeln zu, die keine Krümmungsreaction ausführen, aber durch Fortleitung des Reizes bewirken, dass sich alle, auch die randständigen, grössten Tentakeln, nach der Mitte des Blattes hin krümmen. Diese bestimmte Krümmungsrichtung, die ebenso nach der Reizung des eigenen Köpfchens eintritt, ist durch die physiologische Dorsiventralität des Stieles bedingt, die indess nicht verhindert, dass sich ein Tentakel zugleich etwas seitlich krümmt, wenn auf

1) Näheres bei Ch. Darwin, Insectenfressende Pflanzen 1873; Pfeffer, Unters. a. d. Botan. Institut zu Tübingen 1885, Bd. I, p. 514. Anatomisches bei Haberlandt, Physiolog. Anatom. II. Aufl., 1896, p. 397; O. Rosenberg, Physiologisch-Cytologische Unters. über Drosera rotundifolia 1899, p. 42. [Haberlandt, Sinnesorgane im Pflanzenreich 1901, p. 94.]

2) Vgl. II, p. 365; Pfeffer, Unters. a. d. Botan. Institut zu Tübingen 1885, Bd. I, p. 514.

3) Ch. Darwin, l. c. p. 8, 22, 117; Goebel, Pflanzenbiolog. Schilderungen 1893, II, p. 203.

ihn von einem danebenstehenden Tentakel ein auslösender und zugleich dirigirender (orientirender) Impuls ausgeübt wird. Durch die Abstufung der Intensität und der Dauer des mechanischen oder chemischen Reizes kann man natürlich erreichen, dass die Reaction auf den direct gereizten Tentakel beschränkt bleibt, oder sich auf die benachbarten Tentakeln (vgl. Fig. 56) oder auf alle ausdehnt. Bei stärkerer, besonders bei chemischer Reizung wird ferner in der Blattlamina eine Bewegung ausgelöst, die zur Folge hat, dass das Blatt von Drosera rotundifolia mehr oder weniger concav wird, und dass das längliche Blatt von Drosera longifolia und indermedia sich nach der Oberseite hin einkrümmt, und zwar unter Umständen so weit, dass es ein gefangenes Insect hakenförmig umfasst.

Die Reizbewegungen der Tentakeln und der Lamina von Drosera rotundifolia wurden von Roth[1]) entdeckt. Nachdem dann Nitschke[2]) eine der Hauptsache nach richtige Darstellung der Bewegungserscheinungen und ihrer Ausbreitung auf die nicht direct gereizten Theile gegeben hatte, wurden unsere Kenntnisse durch die ausgedehnten und ausgezeichneten Untersuchungen von Ch. Darwin (l. c.) im hohen Grade vertieft und erweitert. Durch diesen Forscher wurden unter anderm auch die Localisirung der Perception auf das Köpfchen, sowie viele andere wichtige Thatsachen ermittelt, von denen einige in II, § 94 zur Sprache kommen (vgl. auch I, p. 364). Aus meinen Untersuchungen (l. c.) ergab sich ferner, dass dem Tentakelköpfchen Tastreizbarkeit zukommt. Uebrigens hatte schon Darwin gesehen, dass der Aufschlag eines Wassertropfens nicht, und dass ein fester Körper nur dann als Reiz wirkt, wenn er durch den Drüsenschleim bis zur directen Berührung des Köpfchens vordringt.

Die Empfindlichkeit für Tastreize ist nach dem Entwickelungsstadium u. s. w. sehr verschieden, erreicht aber im günstigsten Fall beinahe die der sensibelsten Ranken (II, p. 423), da Darwin (l. c. p. 24) bei Drosera rotundifolia einen merklichen Erfolg durch ein 0,000822 mgr schweres Haarstückchen erzielte. Während eine einzelne Berührung kaum Erfolg hat, kann durch wiederholte, kräftige Berührungen bewirkt werden, dass die Krümmung nach 10—20 Sec. deutlich ist, und dass das Drüsenköpfchen der Randtentakeln nach 10—20 Min. der Blattmitte angepresst ist (Darwin, l. c. p. 10).

Erwähnt sei noch, dass bei Pinguicula vulgaris, alpina u. s. w.[3]) durch mechanische und chemische Reize eine Einkrümmung der Lamina veranlasst wird, die sich von der direct gereizten Stelle aus auf eine gewisse Distanz ausbreitet. Indess ist das Blatt von Pinguicula nur mässig sensibel, und es ist auch noch nicht entschieden, ob der Reiz von der Lamina oder von den Köpfchen der zahlreichen, kleinen Drüsenhaare percipirt wird.

Mechanische Ausführung. Dass die Reizkrümmung der Ranken eine Wachsthumsbewegung ist und mit einer transitorischen Wachsthumsbeschleunigung verknüpft ist, wurde früher mitgetheilt (II, p. 428). Ebenso wird die Reizkrümmung der Mucorineen durch Wachsthum vermittelt. Nach den allerdings nicht völlig beweisenden Messungen Batalin's[4]) gilt Gleiches für Drosera,

---

1) Roth, Beiträge z. Botanik 1782, Th. I, p. 60.

2) Nitschke, Bot. Ztg. 1860, p. 229.

3) Ch. Darwin, l. c. p. 332; Pfeffer, l. c. p. 516. Vgl. auch Klein, Cohn's Beitr. z. Biologie 1883, Bd. 3, p. 163; Goebel, l. c. p. 186.

4) Batalin, Flora 1877, p. 39. Nach diesen Messungen scheint eine Wachsthumsbeschleunigung einzutreten.

und dafür spricht auch die Beobachtung von Correns[1]), dass die Reizkrümmung der Tentakeln bei plötzlicher Tödtung durch heisses Wasser nicht ausgeglichen wird. Ob auch bei diesen Objecten durch die Reizung eine transitorische Wachsthumsbeschleunigung veranlasst wird, können nur directe Messungen entscheiden.

Wie bei den Ranken ist auch bei den anderen Objecten über die vermittelnde Wachsthumsmechanik nichts Bestimmtes bekannt. Die Annahme von de Vries[2]), die Krümmung werde durch eine zunächst elastische Turgordehnung verursacht, ist für die Tentakeln von Drosera ebensowenig zutreffend wie für die Ranken und wird durch das erwähnte Verhalten bei plötzlicher Tödtung durch Hitze direct widerlegt. Ohnehin kann die Krümmungsbewegung des einzelligen Phycomyces nicht auf einer Turgorsteigerung beruhen.

§ 94. Chemonastische Reizbewegungen.

Es wurde schon hervorgehoben, dass die Gesammtthätigkeit, sowie im speciellen die Wachsthumsthätigkeit der Pflanze, in der mannigfachsten Weise von chemischen Agentien abhängig ist und beeinflusst wird, und dass vermuthlich gerade chemische Reize eine hervorragende Rolle bei der selbstregulatorischen Lenkung des Innengetriebes, somit auch der autonomen Bewegungen, spielen (II, § 30, 51.) Ausserdem werden wir fernerhin (II, § 115, 149) in den chemotropischen Bewegungen ausgezeichnete Beispiele für orientirende chemische Reizwirkungen kennen lernen. An dieser Stelle halten wir uns aber allein an solche Krümmungsbewegungen, die durch eine diffuse, chemische Reizwirkung veranlasst werden. Da durch diese eine gewisse Krümmung stets verursacht wird, sobald bei einer Veränderung der chemischen Aussenbedingungen eines dorsiventralen Organs das Wachsthum der antagonistischen Hälften in ungleichem Grade beeinflusst wird, so werden sicherlich in vielen Fällen schwache chemonastische Bewegungen eintreten (vgl. II, p. 83). Diese sind allerdings, ebenso wie z. B. die thermonastischen Reactionen (II, § 99), zumeist so gering, dass sie nicht auffallen. Jedoch wird z. B. durch Chloroform eine merkliche Krümmungsbewegung in den Blattgelenken von Mimosa pudica[3]) und ebenso in den Ranken[4]) veranlasst, die auch bei Behandlung mit verdünnter Jodlösung reagiren. Ferner ruft eine genügende Verdünnung der Luft bei den Blättchen von Mimosa pudica und bei der Narbe von Mimulus eine gewisse Verschiebung der Gleichgewichtslage hervor[5]).

In ausgezeichneter Weise ist aber die chemonastische Reactionsfähigkeit bei

1) Correns, Flora 1892, p. 126.

2) H. de Vries, Bot. Ztg. 1886, p. 5.

3) Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 64. Gleichzeitig nimmt im Gelenke die Biegungsfähigkeit zu, vgl. Bd. II, p. 452 Anm.

4) Correns, Bot. Ztg. 1896, p. 16. Nach diesem Forscher rufen auch Ammoniakdämpfe eine gewisse Einkrümmung der Ranken hervor.

5) Correns, Flora 1892, p. 97, 146, 148. Ueber Mimosa vgl. auch G. Bonnier, Revue général d. Botanique 1892, Bd. 4, p. 525.

gewissen insectenfressenden Pflanzen ausgebildet, und zwar wird, soweit bekannt, in den mechanisch reizbaren Organen auch durch bestimmte Stoffe (Eiweissstoffe, Ammoniaksalze, Phosphate u. s. w.) eine Krümmungsbewegung ausgelöst. Diese chemonastische Bewegung verläuft bei den Blatttentakeln von Drosera und bei dem Blatte von Pinguicula ähnlich wie eine Tastreizung (II, p. 460). Dagegen wird bei Dionaea durch einen Stossreiz ein plötzliches Zusammenschlagen der Blattlappen veranlasst (II, p. 456), während bei einer chemischen Reizung dieselbe Bewegungsamplitude nur allmählich, bei schwacher Reizung vielleicht erst in 24 Stunden, durchlaufen wird[1]). Auch macht sich in dem Erfolg ein Unterschied darin bemerklich, dass die durch einen mechanischen Reiz geschlossenen Blätter einen Hohlraum umschliessen, während sich bei einer starken, chemischen Reizung die Blattflächen aneinander und somit auch gegen ein eingefangenes Insect pressen[2]).

Als Reizmittel wirken Eiweissstoffe, Ammoniaksalze, Phosphate und verschiedene Stoffe, so dass durch ein gefangenes Insect und die Verdauungsproducte (I, p. 365) mit Sicherheit eine chemische Reizung hervorgerufen wird. Am wirksamsten wurde von Ch. Darwin (l. c. p. 245) Ammoniumphosphat gefunden, das eine merkliche Bewegung auslöst, wenn auf das Köpfchen eines Tentakels von Drosera rotundifolia ein Wassertröpfchen gebracht wird, das 0,000423 mgr Ammoniumphosphat enthält. Ein gleicher Effect wird übrigens auch durch 0,0025 mgr Ammoniumnitrat und 0,0675 mgr Ammoniumcarbonat erzielt. Ferner wurden von Darwin (l. c.) z. B. Phospate und im geringeren Grade Campher, einige ätherische Oele, überhaupt verschiedene Stoffe wirksam befunden, während z. B. gewisse Alkaloide keinen Reiz ausübten, der also nicht durch alle stickstoffhaltigen Körper ausgelöst wird. Da aber, wie schon Ch. Darwin beobachtete und Correns[3]) näher untersuchte, die Reizbarkeit der Tentakeln von Drosera durch geringe Mengen von Kalksalzen sistirt wird, und da ferner reines Wasser eine schwache Reizkrümmung hervorruft (Correns, l. c.), so muss dahin gestellt bleiben, ob die bisherigen Untersuchungen in allen Fällen den wahren Reizwerth kennzeichnen, oder ob zuweilen die schwachen Reizwirkungen oder das Unterbleiben der Reizung durch Nebenumstände bedingt waren. Ferner ist noch nicht untersucht, ob die Reizwirkung des destillirten Wassers vielleicht darauf beruht, dass durch die Weglösung (bezw. Verdünnung) der im Drüsensecret befindlichen Stoffe gegenüber dem Zellinhalt eine auslösend wirkende Potentialdifferenz geschaffen wird. Uebrigens ist auch nicht genügend verfolgt, ob gewisse Verbindungen nur desshalb nicht als Reiz wirken, weil sie nicht aufgenommen werden. Mit Rücksicht darauf, dass im allgemeinen die Aufnahme die Vorbedingung für die Reizwirkung ist, kann man mit Munk[4]) von Resorptionsreizungen (Resorptionsbewegungen) reden, womit indess nicht gesagt sein soll, dass nur ernährende Stoffe auslösend wirken.

Die gleichzeitige Ausbildung und Auslösung der mechanischen und chemischen Reizbarkeit ist zwar bei den Carnivoren, für das Fangen und für die Ausnutzung der

---

1) Ch. Darwin, Insectenfressende Pflanzen 1876, p. 269. Der Verlauf der Reizbewegung wurde näher verfolgt von Ch. Darwin, Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 204.

2) Ch. Darwin 1876, l. c. p. 278; Batalin, Flora 1877, p. 134.

3) C. Correns, Bot. Ztg. 1896, p. 25.

4) Munk, Die elektrischen- u. Bewegungserscheinungen an Dionaea 1876, p. 98.

gefangenen Insecten, vortheilhaft, aber nicht allgemein nothwendig, da sich die beiden, besonderen Sensibilitäten nicht gegenseitig bedingen[1]). Thatsächlich sind z. B. die Staubfäden der Cynareen, sowie die Ranken, im hohen Grade für mechanische, aber nicht, oder kaum, für chemische Reize empfindlich. Die letzteren scheinen dagegen bei den fleischfressenden Pflanzen in der Regel intensiver und nachhaltiger zu wirken (II, p. 460), und bei Drosera binata (= D. dichotoma) tritt die mechanische Reizbarkeit so zurück, dass sie von Morren[2]) übersehen wurde. Mit der stärkeren chemischen Reizwirkung hängt, wie schon früher (II, p. 460) bemerkt wurde, auch zusammen, dass nach der Resorption der Verdauungsproducte, also nach dem Aufhören der chemischen Reizung, die Reizkrümmung des Blattes von Drosera, Dionaea u. s. w. ausgeglichen wird, obgleich die mechanische Reizung fortdauert, die von den unverdaulichen Theilen des Insectes ausgeht. Da indess das Resultat immer von der specifischen Empfindlichkeit und von der Intensität der Reizung abhängt, so ist es nicht überraschend, dass in Versuchen Ch. Darwin's (l. c. p. 340) bei dem Blatte von Pinguicula vulgaris die chemische Reizkrümmung nicht viel länger anhielt, als die mechanische Reizkrümmung. Bei dem Zusammengreifen beider Reizungen wird in üblicher Weise eine resultirende Bewegung ausgelöst. Nach den früher (II, § 77) allgemein erörterten Principien ist es auch verständlich, dass die Inanspruchnahme durch chemische Reizung in dem Blatte von Dionaea eine Abschwächung der mechanischen Reizbarkeit zur Folge hat[3]).

Analog wie in anderen Fällen kann man durch eine entsprechende Einwirkung erreichen, dass nur eine Sensibilität in Anspruch genommen, dass also entweder die mechanische oder die chemische Reizung ausgelöst wird. Während aber bei Drosera beide Reize von dem Drüsenköpfchen percipirt werden (II, p. 460), dürften bei Dionaea die für den Stoss besonders empfindlichen Haare (II, p. 457) an der Perception des chemischen Reizes in untergeordneter Weise betheiligt sein. Dagegen wird bei Dionaea der chemische Reiz vermuthlich in bevorzugter Weise percipirt oder doch vermittelt durch die gut resorbirenden kleinen Drüsenhaare, die auf mechanische Reizung nicht besonders reagiren[4]). Bei einer Differenz in dem sensorischen Vorgange können aber sehr wohl die motorischen Processe übereinstimmen, und das ist selbst dann möglich, wenn, wie es bei Dionaea zutrifft, die durch den mechanischen bezw. den chemischen Reiz ausgelösten Reactionen ungleich schnell verlaufen.

Sachgemäss sprechen wir eine jede physiologische Auslösung, die durch

---

1) Ch. Darwin (1876, l. c.) unterschied zuerst die chemische und die mechanische Reizung. Das längere Geschlossenbleiben über Insecten war freilich schon früher beobachtet, jedoch nicht erklärt oder auf die Fortdauer des mechanischen Reizes geschoben worden. Diese Deutung findet man z. B. bei Oudemans (Bot. Ztg. 1860, p. 163) in Bezug auf Dionaea.

2) Morren, Note sur le Drosera binata 1875, p. 10 (Separat. a. Bullet. d. l'Academ. royal d. Belgique, II. sér., Bd. 40). Die Reizbarkeit wurde constatirt von Darwin, l. c. p. 256 u. von Goebel, Pflanzenbiolog. Schilderung. 1893, II, p. 199. — Nach dem Gesagten ist es auch verständlich, dass nach Darwin (l. c. p. 270) das Blatt von Dionaea durch Eiweissstoffe noch ansehnlich gereizt wird, wenn es sich in einem Zustand befindet, in dem es auf einen mechanischen Reiz nur wenig reagirt.

3) Darwin 1876, l. c.; Munk, l. c. p. 99.

4) Vgl. Ch. Darwin, l. c. p. 263, 267.

die chemische Qualität eines Stoffes, gleichviel auf welche Weise, erzielt wird, zunächst als eine chemische Reizwirkung an. Zu diesen Reizungen zählen also alle chemonastischen Bewegungen, gleichviel ob dieselben durch das Hinzukommen eines Stoffes oder durch eine quantitative Aenderung in der Zusammensetzung des Nährmediums bedingt sind. Eine chemische Reizung liegt also auch dann vor, wenn es sich nicht um eine bleibende Verschiebung der Gleichgewichtslage, sondern um eine transitorische Reaction handelt, wie sie z. B. durch die plötzliche Einwirkung von Ammoniakdämpfen bei den Staubgefässen von Berberis und den Narben von Mimulus, sowie durch die genügend schnelle Herabsetzung der Partiärpressung des Sauerstoffs bei den Staubgefässen von Berberis und Helianthemum verursacht wird[1]. Da aber bei diesen Pflanzen, ebenso wie bei Mimosa u. s. w., die Reizbewegung durch verschiedenartige innere Störungen ausgelöst wird, so bleibt zunächst unbestimmt, ob die Reizwirkung des chemischen Agens auf der Hervorrufung irgend einer Störung oder auf dem Vorhandensein einer specifischen, chemischen Sensibilität beruht.

Da in vielen Fällen durch denselben äusseren Anstoss gleichzeitig verschiedenartige Reactionen ausgelöst werden, so ist es nicht überraschend, dass in zweckentsprechender Weise bei den fleischfressenden Pflanzen durch eine Reizung, ausser der Auslösung der Bewegungsreaction, auch die auf das Verdauen berechnete, secretorische Thätigkeit beschleunigt, modificirt oder erst hervorgerufen wird. Letzteres geschieht bei dem Blatte von Dionaea, während bei dem stets secernirenden Drüsenköpfchen am Tentakel von Drosera rotundifolia etc. durch den chemischen, aber auch durch den mechanischen Reiz, die Ausscheidung von Wasser und Schleim vermehrt und die Ausscheidung von Säure erweckt wird[2]. Andererseits sind z. B. die Drüsenhaare in der Kanne von Nepenthes und am Blatte von Drosophyllum lusitanicum Beispiele dafür, dass zwar die Bewegungsfähigkeit fehlt, die Secretion von Wasser, Schleim, Enzymen u. s. w. aber normalerweise durch den chemischen Reiz bis zu einem gewissen Grade erweckt oder gesteigert wird. Die Secretion und die Bewegung entspringen eben Thätigkeiten und Reactionen, die zusammenfallen können, aber nicht zusammenfallen müssen. So zeigt z. B. Dionaea, dass durch den chemischen Reiz zugleich Bewegung und Secretion, durch den mechanischen Reiz[3] aber allein die Bewegungsreaction ausgelöst werden. Ohne Frage wird es fernerhin durch Herstellung der geeigneten Bedingungen gelingen, beide Vorgänge auch da zu trennen, wo sie normal zusammenfallen[4]. Indess

1) Correns, Flora 1892, p. 151. Beachtenswerth ist, dass auf diese Weise nicht alle Pflanzenarten gereizt werden, die auf Erschütterung leicht reagiren. Wie Correns nachwies, ist die Sauerstoffreizung nicht durch die mechanischen Zerrungen bedingt, die eine Veränderung des Partiärdruckes durch Evacuation mit sich bringt. Uebrigens ist zu erwarten, dass bei Mimosa etc. verschiedene Körper als Reiz wirken, sofern sie schnell eindringen und also eine plötzliche Aenderung (Reaction) im Innern verursachen.

2) Ch. Darwin, Insectenfressende Pflanzen 1876, p. 48, 77. In diesem Buche sind auch die auf andere Pflanzen bezüglichen Thatsachen zu finden.

3) Nach J. M. Macfarlane (Contribut. fr. the Botanical Laboratory of Pennsylvania 1892, Bd. I, p. 37) wird an dem Blatte von Dionaea eine gewisse Secretion auch durch eine stärkere mechanische oder elektrische Reizung hervorgerufen.

4) Nach Ch. Darwin (l. c. p. 340) wird am Blatte von Pinguicula durch einen

kann man nicht behaupten, dass dieses in jedem Falle ausführbar sein muss, da es möglich ist, dass die Reizbewegung unlösbar mit Processen verknüpft ist, durch welche unvermeidlich die secretorische Thätigkeit ausgelöst wird und umgekehrt.

Mit der secretorischen Thätigkeit stehen nachweislich sichtbare Veränderungen im Zellinhalt in Verbindung, die aber z. B. auch in den Drüsenhaaren von Nepenthes und Drosophyllum u. s. w. auftreten, also auch an Objecten, die nicht zu einer Reizbewegung befähigt sind. Man wird folglich zunächst mit einiger Wahrscheinlichkeit annehmen dürfen, dass derartige Veränderungen im Zellinhalt auch dann mit der secretorischen Function zusammenhängen, wenn das Organ gleichzeitig eine Reizbewegung ausführt, obgleich es auch möglich ist, dass in einem anderen Falle die Inhaltsänderung in Verbindung mit dem Bewegungsprocess steht[1]). Wir müssen uns hier mit einem kurzen Hinweis auf die sichtbaren intracellularen Vorgänge beschränken, da mit der einfachen Kenntniss der (inneren oder äusseren) formativen Vorgänge weder der Causalzusammenhang aufgeklärt, noch eine Einsicht in die massgebenden Ursachen gewonnen ist.

Die intracellularen Veränderungen sind besonders an Drosera rotundifolia (von Gardiner an Drosera dichotoma) verfolgt worden[2]), bei welcher sich der im Köpfchen beginnende und in dem Tentakelstiel fortschreitende Process schon äusserlich durch eine Farbenänderung bemerklich macht. Dieser intracellulare Vorgang, die Aggregation, läuft nach den Untersuchungen von de Vries, Gardiner, Schimper in den Zellen des Tentakelstieles in der Hauptsache darauf hinaus, dass das Protoplasma an Volumen zunimmt, während das Volumen der Vacuolen abnimmt[3]). In Verbindung hiermit beginnt eine lebhafte Protoplasmaströmung und eine Vermehrung und Formänderung der Vacuolen, die Ch. Darwin (l. c.) irrigerweise als sich activ gestaltende Plasmamassen ansah. Weiterhin stellt sich in dem Zellsaft eine Ausfällung, die Granulation[4]) ein, die bei einem mechanischen und bei einem schwachen chemischen Reiz gewöhnlich unterbleibt, bei starker chemischer Reizung aber zumeist zu Stande kommt. Diese Ausfällung beruht auf der Ausscheidung des im Zellsaft gelösten Gerbstoffes etc.,

---

mechanischen Reiz Bewegung ohne Secretion, durch Ammoncarbonat Secretion ohne Bewegungsreaction verursacht.

1) Vgl. auch II, p. 454.

2) Diese Veränderungen wurden entdeckt von Ch. Darwin (l. c. p. 33, 220, 234, 250), der aber Aggregation und Ausfällung (Granulation) nicht auseinanderhielt. Das geschah von Schimper (Bot. Zeitung 1882, p. 231); H. de Vries (ebenda 1886, p. 1); W. Gardiner (Proceedings of the Royal Soc. 1886, Bd. 39, p. 229). Fernerhin haben sich dann besonders mit den Gestaltungen im Drüsenköpfchen beschäftigt L. Huie, Quarterly Journal of Microscopical Science 1896, Bd. 39, p. 387; 1899, Bd. 42, p. 203; O. Rosenberg, Physiolog.-Cytolog. Unters. über Drosera rotundifolia 1899. [Haberlandt, Sinnesorgane 1901, p. 94.]

3) Ueber die Volumänderungen im osmotischen System der Zelle vgl. Pfeffer, Physiologie II. Aufl., Bd. I, p. 116; Plasmahaut u. Vacuolen 1890, p. 290. — Nach de Vries (l. c. p. 30) ändert sich bei der Aggregation der plasmolytische Werth (der Turgordruck) nicht, während Gardiner (l. c. p. 232) ohne einen zureichenden Grund annimmt, dass mit der Aggregation eine Turgorsenkung eintrete.

4) So genannt von Goebel, Pflanzenbiolog. Schilderung. 1893, II, p. 198. — Nach Ch. Darwin (l. c. p. 263) scheint bei Dionaea die chemische Reizung, aber nicht die mechanische Reizung, Aggregation zu bewirken.

der schliesslich kuglige Massen bildet, welche durch die Speicherung des Zellsaftfarbstoffes roth gefärbt sind [1]). Da diese Ausfällung ebenso in den gerbstoffhaltigen Zellen vieler anderer Pflanzen [2]) (auch an Schnitten aus dem Tentakel, Blattstiel u. s. w. von Drosera) durch Ammoncarbonat, Coffein und verschiedene andere Stoffe erzeugt wird, so ist wahrscheinlich, dass die Granulation auch bei einer Reizung durch die Zufuhr oder die Bildung von ausfällenden Stoffen bewirkt wird. Dem entspricht es, dass bei Drosera in Folge der Darbietung von etwas Ammoncarbonat, besonders von dem aufnehmenden Drüsenköpfchen aus, die Ausfällung fortschreitet, die offenbar in analoger Weise durch die Aufnahme und das Vordringen der Verdauungsproducte des Fleisches u. s. w. verursacht wird. Ausserdem weist die Reaction bei mechanischer Reizung darauf hin, dass in Verkettung mit dem Secretionsprocess, also z. B. durch Abspaltung von Säure [3]) oder anderen Stoffen, Körper entstehen, welche zunächst die Aggregation und bei genügender Menge endlich die Ausfällung hervorrufen.

Bei den lebenden Zellen des Drüsenköpfchens von Drosera sind die intracellularen Vorgänge noch nicht näher verfolgt. Nach den Untersuchungen, die Huie (l. c.) und Rosenberg (l. c.) an fixirtem Material ausführten, soll in diesen Zellen nach einer Reizung, gerade umgekehrt wie bei den Stielzellen, das Volumen des Protoplasmas abnehmen, das des Zellsaftes zunehmen. Es muss aber dahingestellt bleiben, ob diese Unterschiede real existiren oder dadurch bedingt sind, dass bei dem Köpfchen an fixirten, bei dem Stiel an lebenden Zellen beobachtet wurde. Möglich ist es ja, dass in den Köpfchenzellen durch die starke secretorische Thätigkeit, durch die Ausscheidung von Schleim und anderen Stoffen, ein abweichendes Resultat herbeigeführt wird [4]). Nach den eben genannten Forschern wird aber in den Köpfchen- und in den Stielzellen, insbesondere durch eine starke chemische Reizung, eine Volumabnahme des Zellkerns und zugleich in diesem eine gewisse Differenzirung und Gruppirung von Chromatinfäden verursacht, die mehr oder weniger an die Differenzirungen erinnert, mit welchen eine Kerntheilung eingeleitet wird.

Nach der Reizung wird die Ausfällung und die Aggregation in dem intacten Tentakel, aber auch an einem Schnitte aus dem Tentakel, allmählich wieder ausgeglichen. An solchen Schnitten aus dem Tentakelstiel lässt sich zugleich schön verfolgen, wie insbesondere die Wiederauflösung des ausgefällten Stoffes (ebenso wie die der analogen Ausfällungen bei anderen Pflanzen) durch kräftiges Auswaschen, also wohl durch die diosmotische Entfernung des ausfällenden Stoffes, beschleunigt wird.

Nach Obigem kann man wohl nur die Aggregation im Protoplasma, einschliesslich der Formänderung und Differenzirung im Zellkern, als eine specifisch physiologische Reaction ansehen, während die Ausfällung in dem Zellsaft eine einfache chemische Reaction ist, die durch das Hinzutreten eines Stoffes verursacht wird [5]). Dass aber die Aggregation mit den secretorischen Processen zusammen-

---

1) Pfeffer, Unters. a. d. Botan. Institut zu Tübingen 1886, Bd. 2, p. 244; Flora 1889, p. 52. — Uebrigens ist es wohl möglich, dass die ausgeschiedenen Substanzen nicht in allen Fällen Gerbstoff sind, vgl. Bd. I, p. 82.

2) Vgl. Pfeffer, Physiologie II. Aufl., Bd. I, p. 82, 58.

3) Vgl. dieses Buch II. Aufl., Bd. I, p. 490.

4) Es ist auch noch fraglich, was es für eine Bewandtniss mit dem von Gardiner (l. c. p. 230) Rhabdoid genannten, geformten Körper hat, der nach diesem Autor bei Drosera und Dionaea in Folge einer Reizung an Masse abnimmt, während Macfarlane (l. c. p. 36) bei Dionaea keine solche Abnahme finden konnte.

5) Die ausfällbaren Stoffe sind nicht in allen Zellen, auch nicht in allen secerniren-

hängt, dafür spricht, dass sie durch stickstoffhaltige Körper u. s. w., in ähnlicher Weise, wie in den Zellen des Tentakelstieles von Drosera, auch in den bewegungsunfähigen Drüsenhaaren von Sarracenia, Nepenthes, Drosophyllum etc.[1]) hervorgerufen wird und voraussichtlich, wenn nicht in allen, so doch in vielen Zellen eintritt, die mit einer analogen Secretionsthätigkeit betraut sind. Ausserdem ist bereits für einige pflanzliche und besonders für verschiedene animalische Zellen bekannt, dass die Zellkerne und auch das Cytoplasma in secernirenden Organen eine besondere Gestaltung annehmen[2]). Das steht in Einklang mit der Erfahrung, dass auch in anderen Zellen durch bestimmte Stoffe, also durch chemische Eingriffe, in dem Protoplasma auffällige, formative Vorgänge verursacht werden (II, § 148).

Reizfortpflanzung. Die Sichtbarkeit der Aggregation (ebenso der Ausfällung) erlaubt zu verfolgen, wie dieser Process sich allmählich von Zelle zu Zelle ausbreitet. Leider ist aber noch nicht versucht, durch vergleichende Untersuchungen zu entscheiden, ob die Fortleitung der Aggregations- und der motorischen Reaction durch einen einheitlichen oder durch zwei selbständige Processe vermittelt wird. Für letzteres sprechen die allerdings nicht ganz entscheidenden Versuche Darwin's[3]), nach denen von einem nur mässig stark gereizten Drüsenköpfchen des Blattes von Drosera ein Leitprocess ausgeht, der in den benachbarten decapitirten Tentakeln die Krümmungsreaction, aber nicht die Aggregation auslöst. Da diese aber bei einer solchen indirecten Reizung in dem intacten Tentakel eintritt und sich von dem Köpfchen aus reflectorisch in dem Stiele ausbreitet, so muss man schliessen, dass sich in dem Tentakel ein Leitprocess fortpflanzt, der im Köpfchen die secretorische Thätigkeit und durch diese die von der Spitze des Tentakels aus fortschreitende Aggregation auslöst. Da die Ausbreitungsgrenze der Aggregation stets von der Intensität der Reizung (des secretorischen Processes, der Aufnahme eines reizenden Stoffes etc.) abhängt, so ist es verständlich, dass bei sehr starker Reizung eines benachbarten Tentakels die Aggregation auch in einem decapitirten Tentakel angeregt wird.

Falls es sich um zwei selbständige Leitprocesse handelt, so dürften bei Drosera beide in denselben Bahnen, nämlich in dem Parenchym und den lebendigen Elementen der Leitbündel, vor sich gehen. Die Fortpflanzung der Aggregation (die auch in der Epidermis stattfindet) ist unmittelbar zu verfolgen, während sich die Leitfähigkeit des Parenchyms des Tentakels und des Blattgewebes daraus ergiebt, dass in den Versuchen Darwin's (l. c. p. 213, 224) der Reiz fortgeleitet wurde, obgleich die Continuität des Gefässbündels durch Einschneiden unterbrochen war. Wenn aber nach Batalin[4]) der Reiz schneller in dem Leitbündel fortgepflanzt wird, so ist das vielleicht schon durch die erheblichere Länge der Zellen bedingt, die nach Darwin (l. c.) auch verursacht, dass sich der Reiz im Parenchym schneller in der Längsrichtung der Zellen ausbreitet (vgl. I, p. 604, in Bezug auf Stoffwanderung). Hiermit und mit der bevorzugten Leitfähigkeit der Leitbündel hängt es offenbar zusammen, dass sich

---

den Organen der fleischfressenden Pflanzen vorhanden. So tritt nach Goebel (l. c. p. 199 Anm.) die Granulation nicht in den secernirenden Haaren von Utricularia und Pinguicula ein.

1) Vgl. Schimper, l. c. p. 231; Goebel, l. c. p. 199.

2) Literatur bei Rosenberg, l. c. p. 112.

3) Ch. Darwin, l. c. p. 220, 235.

4) A. Batalin, Flora 1877, p. 66. — Vgl. auch M. Ziegler, Compt. rend. 1874, Bd. 78, p. 1417.

der Reiz von den randständigen oder mittelständigen Tentakeln aus hauptsächlich in centripetaler, bezw. centrifugaler Richtung und nur in geringem Grade senkrecht zu dieser Richtung ausbreitet.

Die Leitungsprocesse sind zwar noch nicht aufgeklärt, indess ist es nach den vorliegenden Thatsachen wahrscheinlich, dass bei Drosera wenigstens die Ausbreitung der Aggregation (ebenso der Ausfällung) stofflich vermittelt wird. Das kann z. B. geschehen, indem ein resorbirter Stoff nach den Gesetzen der Stoffwanderung (I, § 108) vordringt, oder indem durch die auf die Secretion berechneten Abspaltungen und Umsetzungen, welche (analog wie andere Processe) nahe und fernere Gewebe in Mitleidenschaft ziehen, Stoffe gebildet werden, die am Entstehungsort oder in benachbarten Zellen auslösend und ausfällend wirken. In diesem Falle würde es sich also um eine Art der Fortleitung handeln, die in der mannigfachsten Weise bei der Stoffwanderung und in den hiermit verknüpften Stoffwechselprocessen in Anwendung kommt, und die bei der regulatorischen Lenkung des vitalen Getriebes eine hervorragende Rolle spielt (II, p. 226; I, § 93, 108). Unter solchen Umständen ist es, wie schon früher (II, § 51, 52) hervorgehoben wurde, möglich, aber nicht nöthig, dass der Stoff, also der Reiz, der Nachbarzelle durch die Plasmaverbindungen übermittelt wird. Thatsächlich kann aber die Aggregation und die Granulation in den Zellen des Tentakels von Drosera durch directe Zufuhr von Ammoncarbonat etc. hervorgerufen werden.

Vermuthlich wird insbesondere die Ausdehnung der vergleichenden Studien auf andere Pflanzen Anhaltspunkte für die Beurtheilung der angedeuteten und der sich anschliessenden Fragen liefern. Bis dahin ist nur bekannt, dass in dem Blatte von Dionaea [1]) die mechanische Reizung ebenfalls in dem Parenchym und, in bevorzugter Weise, in den Gefässbündeln fortgeleitet wird. Bei dieser Pflanze tritt aber keine Aggregation ein, die augenscheinlich, sowie auch der chemonastische Reiz, in den gleichen Bahnen, jedoch viel langsamer fortgepflanzt wird. Die schnelle Fortleitung des mechanischen Reizes in dem Blatte von Aldrovandia muss aber in dem Blattparenchym vor sich gehen, da in den beiden Blattflügeln eigentliche Gefässbündel nicht ausgebildet sind [2]).

§ 95. Fortleitung mechanischer und chemischer Reizungen.

Während wir in Folgendem einen Blick auf die Fortleitung der in II, § 89—94 besprochenen mechanischen und chemischen Reizungen werfen, setzen wir die Bekanntschaft mit den allgemeinen Betrachtungen über die Reizleitung in Band II, § 52, 53 voraus, Betrachtungen, in welchen auch einzelne mechanische Reizungen zur Erläuterung benutzt wurden. Wir können uns desshalb kurz fassen, da es sich im wesentlichen darum handelt, im Anschluss an das Gesagte specielle Verhältnisse zu erörtern.

Auch bei den mechanischen und chemischen Reizungen ist die Reizausbreitung in einem sehr ungleichen Grade ausgebildet. In vielen Fällen bleibt die Reaction im wesentlichen auf die direct gereizte Partie beschränkt (vgl. II, § 120, für tropistische Reize) oder ergreift doch nur das reizbare Gelenk u. s. w., in dem, wenigstens bei Erschütterungsreizbarkeit, die Auslösung schon durch die mit der Reaction verknüpften, mechanischen Zerrungen u. s. w. gesichert ist.

---

1) Ch. Darwin, l. c. p. 284; Batalin, l. c. p. 147.
2) Die Literatur über Aldrovandia ist II, p. 437 citirt.

Dagegen sind Mimosa pudica, Spegazzinii u. s. w. bekannte und ausgezeichnete Beispiele für eine ausgedehnte Reizfortpflanzung, durch die allmählich in allen Gelenken eines Blattes und, unter günstigen Bedingungen, in allen Blättern einer Pflanze die Reizbewegung ausgelöst wird, wenn ein Endblättchen eines Fiederstrahles durch Anschneiden oder Anbrennen gereizt wird (II, p. 433 und Fig. 48). Aehnlich wie in einer minder empfindlichen Mimosa pudica wird auch der Reiz in dem Fiederblatte von Biophytum sensitivum[1]) fortgeleitet, während in dem gedreiten Blatte von Oxalis acetosella[2]) die Reaction auf das direct gereizte Blättchen beschränkt bleibt.

Ebenso breitet sich bei den sehr reizbaren Staubfäden von Berberis und Centaurea der Reiz nicht auf die unmittelbar benachbarten Staubgefässe aus. Bei diesen Objecten tritt auch keine Reizung ein, wenn man die Blüthenstiele bezw. die Röhre der Blumenkrone direct unter der Insertion der Filamente durchschneidet[3]). Bei den Narben von Martynia lutea, proboscidea und Mimulus cardinalis, jedoch nicht bei den Narben von Mimulus luteus, wird aber durch die Reizung des einen Narbenlappens auch der andere in Action versetzt[4]). Besonders schnell pflanzt sich bei Dionaea die Reizung von dem einen auf den anderen Blattflügel fort (Fig. 53, p. 435, 456). Ferner wird bei den ziemlich sensiblen Staubgefässen von Sparmannia africana[5]) eine mässige Ausbreitung des Reizes auf die benachbarten Filamente beobachtet. Bei Phycomyces findet keine merkliche Reizleitung statt (II, p. 459). Dagegen pflanzt sich bei den Ranken die Contactreizung ziemlich schnell von der berührten zu der opponirten (nicht berührten) Flanke und auf eine gewisse Strecke auch in der Längsrichtung fort (II, p. 430, § 120). Eine ausgezeichnete Fortleitung mechanischer und chemischer Reizungen findet bei Drosera statt, bei welcher, wie wir hörten, infolge der Perception des Reizes in dem Drüsenköpfchen die motorische Action nicht nur in dem eigenen Stiel, sondern unter Umständen in allen Tentakeln des Blattes ausgelöst wird (II, § 93, 94). Die Separation der perceptorischen und motorischen Region besteht nach Oliver auch bei dem Labellum von Masdevallia muscosa (II, p. 435), obgleich, wie es scheint, dieser Pflanze Stossreizbarkeit zukommt. Wo diese vorliegt, ist in allen anderen untersuchten Fällen die bewegungsthätige Zone perceptionsfähig. Auch wird man bei Mimosa nicht wohl von einer physiologischen Reizperception der Blattlamina, des Stengels u. s. w. reden können, wenn durch Einschneiden oder Quetschen dieser Organe eine Wasserbewegung und dadurch eine Reizung der Blattgelenke bewirkt wird[6]).

---

1) G. Haberlandt, Annal. d. Jardin. Botaniqu. d. Buitenzorg 1898, Suppl. II, p. 33. — Ueber Oxalis dendroides vgl. M. Macfarlane, Biological lectures 1894, p. 194. [Haberlandt, Sinnesorgane im Pflanzenreich 1901, p. 88.]

2) Cohn, Verhdlg. d. schlesisch. Gesellsch. f. vaterl. Cultur 1859, p. 56; Pfeffer, Physiol. Untersuch. 1873, p. 74.

3) W. Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1873—74, Bd. 9, p. 317.

4) F. W. Oliver, Bericht. d. Botan. Gesellsch. 1887, p. 167; Hansgirg, Physiol. u. Phycophytol. Untersuch. 1893, p. 47. Vgl. dieses Buch Bd. II, Fig. 52, p. 455.

5) Ch. Morren, Rech. s. l. mouvement d'étamines du Sparmannia 1841, p. 23 (Sep. a. Mém. d. l'Académ. de Bruxelles Bd. 14).

6) Auf dieselbe Weise dürfte wohl auch die Auslösung in dem Blattgelenke verursacht werden, die Ch. Darwin (Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 105)

Aus den angeführten Beispielen ist zu ersehen, dass weder bei den Stoss- noch bei den Tastreizungen mit einer hohen Sensibilität eine ansehnliche Reizleitung verknüpft sein muss. Ferner folgt schon aus den derzeitigen Erfahrungen, dass die Reizleitung in verschiedener Weise und zwar in gewissen Fällen mechanisch, in anderen Fällen durch physiologische Processe vermittelt wird. Eine rein mechanische Fortpflanzung des Reizes ergibt sich bei den für Stoss und Erschütterung empfindlichen Organen schon dadurch, dass durch die mechanische Action der zunächst betroffenen Zellen die Nachbarzellen und so schliesslich die gesammten Zellen des sensibeln Organes gereizt werden. Aber auch die noch näher zu besprechende Reiztransmission bei Mimosa pudica, welche in dem Gefässbündel, und zwar sogar durch abgetödtete Stengel- und Blattstielstücke, vermittelt wird, beruht darauf, dass in den Gelenken durch die mechanische Wirkung der Wasserbewegung die Auslösung erzielt wird. Da solcher Erfolg nur bei geeigneter Ausbildung der Leitbahnen und bei zweckentsprechendem Zusammenhang dieser mit den sensiblen Zellen möglich ist, so begreift man, dass z. B. die Staubfäden der Berberideen und Cynareen auf diese Weise nicht gereizt werden.

Ohne Frage wird aber die vorhin erwähnte Reizleitung bei den auf Stossreiz empfindlichen Narben von Martynia, Mimulus, bei den Staubfäden von Sparmannia und vermuthlich auch bei dem Labellum von Masdevallia auf andere Weise ausgeführt. Die besprochene mechanische Reizübertragung ist ohnehin bei den auf Tastreiz reagirenden Pflanzen unmöglich, da mechanische Beugungen, sowie die hierdurch erzielte Wasserbewegung, nicht auslösend wirken (II, § 89).

Wichtiger und von allgemeinerer Bedeutung als die mechanischen Reiztransmissionen sind die physiologischen Reizverkettungen, die auch in Bezug auf die uns hier beschäftigenden Bewegungsvorgänge nicht aufgehellt sind (vgl. II, § 52, 53, 120). Da aber nach den allgemeinen Erörterungen in II, § 52 die physiologische Reizleitung mit und ohne Plasmaverbindungen und in beiden Fällen in verschiedener Weise ausführbar erscheint, so muss auch die Fortleitung der mechanischen und chemischen Bewegungsreize nicht immer in derselben Weise geschehen, und es ist nicht ausgeschlossen, dass gleichzeitig verschiedene Leitprocesse erweckt werden und zusammengreifen. Letzteres ist z. B. thatsächlich der Fall, wenn, wie bei Mimosa, bei den Narben von Martynia u. s. w. die aus der Reaction entspringende, mechanische Zerrung für die Ausbreitung der Reizung innerhalb des reizbaren Organes, aber nicht für die Uebertragung der Reizung auf Organe ausreicht, die durch inactive (nicht bewegungsthätige) Gewebe getrennt sind. Durch die mechanische Zerrung kann ferner in dem Blatte von Dionaea die durch einen Stoss ausgelöste, schnelle Bewegung, aber nicht die langsame Bewegung und Reizfortpflanzung bei einer chemischen Reizung übermittelt werden.

Es lässt sich demgemäss nur empirisch entscheiden, ob bei Drosera

---

beobachtete, als die Lamina der Cotyledonen von Oxalis sensitiva und einigen Cassia-Arten gerieben wurde. — Auch Goebel (Pflanzenbiolog. Schilderungen 1893, II, p. 201 Anm.) beobachtete gelegentlich, dass bei einer wenig reizbaren Dionaeaeine Reaction in der einen Blatthälfte nicht direct, wohl aber durch die Berührung der anderen Blatthälfte ausgelöst wurde.

die Fortleitung des Bewegungsreizes nach mechanischer und chemischer Reizung in derselben Weise geschieht. Die Fortleitung dieser Bewegungsreize wird aber bei Drosera nach den früheren Erörterungen augenscheinlich mit anderen Mitteln erreicht, als die Fortleitung des wahrscheinlich mit der Secretion zusammenhängenden Aggregationsprocesses (II, § 94). Mit Berücksichtigung des Gesagten schliesst also der Nachweis, dass bei Mimosa die Reizübertragung auf andere Gelenke durch Druck- und Bewegungszustände des Wassers verursacht wird, noch nicht die Möglichkeit aus, dass die Fernleitung ausserdem noch durch einen anderen, langsamer fortschreitenden Process besorgt wird. Möglicherweise beruhen einige unten zu erwähnende Eigenthümlichkeiten bei der Reizfortpflanzung in Biophytum sensitivum auf der gleichzeitigen Auslösung von zwei verschiedenen Leitprocessen.

Mit der Ermittelung der Leitungsbahnen ist, wie ich nochmals betone (vgl. II, § 52), noch nicht der Leitungsprocess aufgeklärt. Aus den bisherigen Untersuchungen ergiebt sich übrigens, dass theilweise die Gefässbündel, theilweise das Grundgewebe oder auch beide zugleich als Leitbahnen functioniren. Dass bei Mimosa die Fernleitung in dem Gefässbündel stattfindet, hängt mit der Art und Weise der Reizfortpflanzung in dieser Pflanze zusammen. Jedoch ist nach Oliver[1]) auch im Labellum von Masdevallia die Reizleitung auf das Gefässbündel beschränkt, obgleich dieselbe offenbar nicht durch Wasserbewegung vermittelt wird. Dagegen geht die mechanische (durch Zerrung vermittelte) Reizfortpflanzung in dem Bewegungsgelenke von Mimosa pudica, im Staubfaden von Centaurea u. s. w. im activen Parenchym vor sich. Ferner wird nach Oliver[2]) in den auf Stossreiz reagirenden Narben von Mimulus und Martynia die Fernleitung allein oder doch vorwiegend durch das Parenchym besorgt. Dieses Gewebe ist ferner bei Drosera zur Fortleitung der Tastreizung und chemischen Reizung befähigt, jedoch scheint diese Fortleitung in den Gefässbündeln etwas schneller von statten zu gehen (II, § 94).

In allgemeinen Zügen wurde bereits II, § 53 hervorgehoben, dass die Pflanze in der Regel mit langsamen Reizfortpflanzungen arbeitet und auskommt. Bei dieser Gelegenheit ist auch schon ausgesprochen, dass bei der besonders schnellen Reizfortpflanzung in Mimosa pudica unter günstigen Umständen eine Strecke von 15 mm in 1 Sec. durchlaufen wird[3]). Möglicherweise geht in dem Gelenke von Mimosa pudica und in dem Staubfaden von Centaurea die durch die mechanische Zerrung verursachte Reizfortpflanzung noch etwas schneller von statten. Dagegen rückt z. B. bei Drosera der von dem mechanisch oder chemisch gereizten Drüsenköpfchen ausstrahlende Impuls günstigen Falles in

---

1) F. W. Oliver, Annals of Botany 1888, Bd. I, p. 249.

2) F. W. Oliver, Bericht. d. Botan. Gesellsch. 1887, p. 168. Der Reiz wird auch nach dem Durchschneiden der Gefässbündel transmittirt.

3) Dutrochet, Récherch. anatomiqu. et physiologiqu. 1824, p. 80; P. Bert, Mém. d. l'Academ. d. Bordeaux 1870, Bd. 8, p. 47; Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1873—74, Bd. 9, p. 325; G. Haberlandt, Das reizleitende Gewebesystem der Sinnpflanze 1893, p. 69. Ueber die geringere Fortpflanzungsschnelligkeit bei Biophytum sensitivum vgl. Haberlandt, Annales du Jardin Botan. d. Buitenzorg 1898, Suppl. p. 35.

1 Minute bis zu 10 mm[1]) vor, und bei den meisten Pflanzen wird der Reiz noch langsamer fortgeleitet (vgl. II, p. 231 und § 120).

Aus den schon früher (II, p. 231) erörterten Gründen stösst die genaue Ermittelung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Reizes auf gewisse Schwierigkeiten. Natürlich ist aber die nach der ausgelösten Reaction bemessene Ausbreitungsschnelligkeit des Reizes nicht nur von den Eigenschaften der Pflanze abhängig, sondern auch von den Aussenbedingungen. Es ist ja allgemein bekannt, dass die Reizfortpflanzung in Mimosa pudica, und ebenso in anderen Pflanzen, z. B. durch die Erniedrigung der Temperatur oder des Turgescenzzustandes, durch Chloroform u. s. w. beliebig verlangsamt und endlich ganz aufgehoben werden kann[2]). Ein derartiger Erfolg kann einmal durch die Herabsetzung der Intensität des Erregungsprocesses und ferner durch die Verminderung der Leitfähigkeit oder der Sensibilität oder der Actionsfähigkeit, bezw. durch die Combination dieser Factoren erzielt werden. Ein näheres Studium der Abhängigkeit dieser Factoren von den Aussenbedingungen hat aber auch desshalb Bedeutung, weil sich daraus unter Umständen Anhaltepunkte für die Beurtheilung des Leitungsprocesses ergeben. So folgt z. B. aus der Erfahrung, dass der Reiz bei Mimosa auch durch ätherisirte und sogar durch todte Gewebe transmittirt wird, dass es sich in diesem Falle nicht um einen vitalen Leitungsprocess handelt.

Dass die Reizleitung bei **Mimosa pudica** (II, p. 470, 433) in dem Gefässbündel vor sich geht, wurde bereits durch Dutrochet[3]) nachgewiesen. Auch die Annahme dieses Forschers, die Reiztransmission werde durch eine plötzliche Veränderung der Wasserbewegung vermittelt, hat sich als richtig erwiesen. Denn diese allgemeine Schlussfolgerung ist sichergestellt, nachdem von mir[4]) (Reizleitung über chloroformirte Partien etc.) und von Haberlandt[5]) (Leitung über abgetödtete Strecken) dargethan ist, dass die Reizleitung auch ohne Mithilfe physiologischer Reactionen und sogar in todten Stengel- und Blattstücken möglich ist.

Wir sind nämlich berechtigt, einen Zusammenhang der Reizfortpflanzung mit den Bewegungs- und Druckveränderungen des Wassers in dem Gefässbündel anzunehmen, weil unter anderm bei dem Einschneiden in den Stengel (oder in den Blattstiel) eine Reizung erst eintritt, wenn das Messer in das Gefässbündel eindringt und verursacht, dass aus diesem ein Wassertropfen hervorschiesst. Gleich darauf erfolgt dann die Reizung des benachbarten Blattes, und mit der allmählichen Ausbreitung der besagten Störung werden successive alle Blätter und

---

1) Da nach II, p. 461 bei kräftiger Reizung des Köpfchens in 10—20 Sec. eine Krümmung an einer Stelle des Tentakels eintritt, die 2—3 mm von dem Köpfchen entfernt ist, so muss der Leitprocess mindestens mit einer Schnelligkeit von 10 mm in 1 Minute fortschreiten.

2) Vgl. Pfeffer, l. c. p. 326.

3) M. H. Dutrochet, Récherch. anatom. et physiologiqu. 1824, p. 69; Mémoir. p. servir à l'histoire d. végétaux, Brüssel 1837, p. 272.

4) W. Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1873—74, Bd. 9, p. 308.

5) G. Haberlandt (Das reizleitende Gewebesystem d. Sinnpflanze 1890, p. 35) beobachtete die Reizfortpflanzung über eine 10 mm lange, D. T. Macdougal (Botanical Gazette 1896, Bd. 22, p. 296) über eine 30 mm lange, abgetödtete Strecke.

Blättchen einer sensibeln Mimosa gereizt. Diese Reizung und Reizleitung unterbleiben aber, wenn der Versuch an einer minder turgescenten Pflanze angestellt wird, die bei dem Anschneiden des Gefässbündels keinen Wassertropfen hervorschiessen lässt. Ebenso wird nach der Reizung eines oder einiger Blättchen durch Berührung nur in der genügend turgescenten Pflanze eine Reizleitung beobachtet, von der wir annehmen dürfen, dass sie in analoger Weise zu Stande kommt, nämlich dadurch, dass durch das Hervorschiessen von Wasser aus den activen Zellen (II, p. 451) und vielleicht auch durch die gewaltsame Krümmung in dem Gefässbündel, eine sich fortpflanzende Störung der Bewegungs- und Druckzustände des Wassers hervorgerufen wird. Da in diesem Falle die Störung geringer ausfällt, so ist begreiflich, dass nach dem Anschneiden oder Anbrennen eines Blättchens eine weitergehende Fortpflanzung des Reizes stattfindet, als bei einer Reizung durch Berührung.

Dass indess dieser Transmissionsprocess im näheren nicht aufgeklärt ist, ergiebt sich schon aus den verschiedenartigen Schlussfolgerungen, zu denen Haberlandt (l. c. p. 52) und Macdougal (l. c. p. 299) kommen. Während nämlich nach Haberlandt die Reizleitung der Hauptsache nach darauf beruht, dass in den Gerbstoffschläuchen (Saftschläuchen)[1] des Phloems (durch locale Zufuhr oder Entziehung von Wasser, bezw. durch Druck) eine positive oder negative Druckwelle entsteht, die sich bis in das Gelenk fortsetzt und in diesem rein mechanisch die Reizung der sensibeln Zellen bewirkt, glaubt Macdougal aus verschiedenen Experimenten schliessen zu müssen, dass die Reiztransmission nicht durch diese oder ähnliche Druckschwankungen besorgt wird. Haberlandt stützt sich besonders auf die Thatsache, dass der Flüssigkeitstropfen, welcher bei dem Anschneiden des Gefässbündels hervorschiesst, wesentlich aus den besagten Gerbstoffschläuchen stammt. Dass aber die Reizleitung auch ohne diese Gerbstoffschläuche möglich ist, ergiebt sich schon aus den Versuchen Dutrochet's[2], in denen eine Reiztransmission erfolgte, obgleich mit einem Rindenring diese Schläuche entfernt waren, und demgemäss (nach gleichzeitiger Unterbrechung des Markes) nur das Xylem als wirksame Leitbahn zur Verfügung stand. Uebrigens hat Haberlandt bei seinen Interpretationen übersehen, dass in einem abgetödteten Zwischenstück die Bedingungen für die Fortpflanzung einer Druckwelle in den Saftschläuchen gar nicht mehr vorhanden sind[3]. Ausserdem findet nach Borzi (l. c. p. 4) bei Aeschynomene indica und Neptunia oleracea die Reizfortleitung in Geweben statt, die ein zusammenhängendes System von Gerbstoffschläuchen nicht besitzen.

Ferner fand Macdougal (l. c.), dass an keinem Blatte eine Reizauslösung erfolgt, wenn die thunlichst grosse Schnittfläche eines Sprosses von Mimosa pudica in Salpeterlösung getaucht und dadurch plötzlich eine locale Senkung des

1) Näheres über diese Schläuche und ihren Inhalt bei Haberlandt 1890, l. c., Physiol. Anatomie II. Aufl. 1896, p. 482; P. Baccarini, Botan. Centralbl. 1893, Bd. 54, p. 171; A. Borzi, L'apparato di moto delle Sensitive 1899. (Ein Referat im Botan. Centralbl. 1899, Bd. 80, p. 351.) Da diese Schläuche auch anderweitig vorkommen, so sind sie, ebenso wie ihre besonderen Inhaltsstoffe, in erster Linie auf andere Ziele und Zwecke berechnet, und nur nebenbei bei gewissen Pflanzen auch für die Reiztransmission nutzbar gemacht.

2) Dutrochet 1824, l. c. p. 69. — Bestätigungen z. B. bei Haberlandt, 1890, l. c.; Macdougal, l. c.

3) Der lebende Theil des Schlauches schliesst sich gegen den verletzten Theil ab, wie das auch von Haberlandt angegeben wird. Ohne diesen Abschluss würde aber im lebenden Theil eine Restauration der Turgorspannung nicht möglich sein.

Turgors (auch in den Gerbstoffschläuchen) bewirkt wird. Dieser Forscher (l. c.) erhielt auch ein negatives Resultat, als er den Druck, unter dem das Wasser in die Schnittfläche eines Stengels von Mimosa pudica getrieben wurde, plötzlich um 3—8 Atmosphären steigerte. Da sich nach Macdougal unter diesen Umständen die Drucksteigerung im Xylem, aber auch in den Saftschläuchen schnell bis in die fernsten Sprosse und Blätter fortpflanzt, so muss man allerdings folgern, dass die Reizleitung nicht durch eine beliebige Drucksteigerung, Wasserbewegung oder Wasserzufuhr vermittelt wird.

Es muss also ferneren Forschungen vorbehalten bleiben, zu ermitteln, unter welchen Bedingungen eine Störung der Wasserbewegung oder des Wasserdruckes die Reizfortpflanzung zu bewirken vermag. Denn so weit wir die Sachlage übersehen, hängt die Reizleitung über ein abgetödtetes Sprossstück mit einer Wasserbewegung zusammen. Andererseits muss man zugeben, dass bis dahin nicht mit aller Strenge erwiesen ist, ob die durch das Anschneiden bewirkte Reizung und Reizfortpflanzung nur von dem Hervorschiessen des Flüssigkeitstropfens (bezw. von den hierdurch veranlassten Störungen der Wasserbewegung und der hydrostatischen Druckverhältnisse) abhängen oder durch anderweitige Vorgänge bedingt sind, die gleichzeitig inscenirt werden [1]. Auch ist noch nicht entschieden, ob, wie es sogar wahrscheinlich ist, in Mimosa eine Fernleitung auf verschiedene Weise zu Stande kommen kann. Es bedarf aber keiner besonderen Erörterungen, dass man aus dem anatomischen Bau des Gelenkes nicht ohne weiteres ablesen kann, durch welche Mittel die Reizung der sensibeln Zellen erzielt wird. Ebenso ist aus der Existenz von Plasmaverbindungen [2] nicht zu ersehen, ob diese in einem gegebenen Falle eine entscheidende Bedeutung haben. Die Art und Weise der Ausbreitung des Reizes ist aber aus der Anordnung und Verkettung der Gefässbündel zu verstehen, gleichviel, ob die Reizfortpflanzung im Xylem oder im Phloem stattfindet [3].

Bei **Biophytum sensitivum** wird nach Macdougal (l. c. p. 296) der Reiz ebenfalls über ein abgebrühtes Stück der Blattspindel fortgeleitet, während dieses nach Haberlandt [4] nicht zutrifft. Eine Eigenheit dieser Pflanze besteht nach Haberlandt (l. c. p. 35) darin, dass nach dem Anschneiden eines Fiederblättchens in den Gelenken der Blättchen zunächst eine submaximale Reizung ausgelöst wird, und dass dann (ohne einen weiteren äusseren Anstoss) diese partielle Reizbewegung sich noch ein oder einige Mal an den Blättchen wiederholt, während dieselben in der rückgängigen (ausgleichenden) Bewegung begriffen sind. Da diese Periodicität

1) Falls die Versuchsresultate Macdougal's nicht durch die besonderen Versuchsbedingungen veranlasst, sondern allgemein giltig sind, so würde man freilich danach suchen müssen, ob etwa die Reiztransmission durch die todte Strecke, und also auch in den lebenden Strecken, durch die Zuleitung eines reizauslösenden Stoffes bedingt ist. Denn nach diesen Versuchen wird durch keinen Wasserwechsel, also auch nicht durch eine Imbibitionsänderung, eine Reizauslösung hervorgerufen. Jedenfalls ist also eine kritische Bearbeitung dieser Fragen nothwendig.

2) Haberlandt's Angabe (1890, l. c. p. 25), nach der zwischen den Gerbstoffschläuchen und den Collenchymzellen keine Plasmaverbindungen bestehen, ist nach F. Kienitz-Gerloff (Bot. Ztg. 1891, p. 25) unzutreffend.

3) Vgl. z. B. Pfeffer, l. c. p. 318; Haberlandt, l. c.

4) G. Haberlandt, Annales d. Jardin Botan. d. Buitenzorg 1898, Suppl. II, p. 38. Ueber Oxalis dendroides vgl. M. Macfarlane, Biological Lectures 1894, p. 194.

auf verschiedene Weise verursacht sein kann, so muss eine Aufklärung dieses Falles speciellen Untersuchungen überlassen werden[1]).

Ueber Abhängigkeit der Reizbarkeit von äusseren Verhältnissen vgl. II, § 105.

Abschnitt IV.

Photo-, thermo- und hydronastische Krümmungsbewegungen.

§ 96. Allgemeines.

Da das Wachsthum der verschiedenen Zellen und Gewebe eines Organes in einem ungleichen Grade von Temperatur, Beleuchtung, Wassergehalt u. s. w. abhängt (II, Kap. VI), so wird in physiologisch dorsiventralen Organen durch die Variation eines der genannten Factoren häufig eine thermonastische, photonastische oder hydronastische Bewegung verursacht (II, p. 83, 356). Diese fällt allerdings, ebenso wie die durch chemische (II, § 94), mechanische (II, § 89) oder andere diffuse Eingriffe veranlassten Reactionen, oft nur gering, in manchen Fällen aber ansehnlich aus. Letzteres ist z. B. bei den vom Licht- oder Temperaturwechsel abhängigen Tagesbewegungen (den Schlafbewegungen oder nyctinastischen[2]) Bewegungen) der Fall, bei welchen u. a. Blüthen geschlossen oder geöffnet und Laubblätter (durch Wachsthum oder Variation) aus der ausgebreiteten Tagstellung in die Nachtstellung übergeführt werden und umgekehrt.

Mit diesen Erörterungen ist zugleich gesagt, dass diese, sowie andere aitionastische Bewegungen (Aitionastien) dazu dienen, ein Organ in diejenige Gleichgewichtslage überzuführen, welche den veränderten, diffusen Aussenbedingungen entspricht, dass ferner für eine jede constante (diffuse) Constellation der Aussenbedingungen eine bestimmte Gleichgewichtsstellung angenommen wird, die bei reactionsfähigen Organen je nach dem Ausmaass der Temperatur, des Lichtes, des Wassergehaltes verschieden ausfallen kann. So sind u. a. bei niedriger Temperatur oder bei mangelhafter Beleuchtung die sonst aufrechten Blüthenstiele gewisser Pflanzen nach abwärts gekrümmt, während unter diesen Aussenbedingungen bei anderen Pflanzen die Laub- oder Blumenblätter aneinandergepresst sind, so dass z. B. eine derartige Blüthe, die sich normalerweise öffnet, dauernd geschlossen bleibt, also cleistogam erscheint.

---

1) Warum bei Mimosa pudica bei einer bestimmten Art der Reizung eine intermittirende Auslösung eintritt, ist II, p. 443 besprochen. Natürlich muss das Verhalten des Biophytum nicht ebenso aus der allmählichen Wiederkehr bezw. Zunahme der Sensibilität und der Wiederholung (Fortdauer) des Reizanstosses resultiren. Sofern aber eine längere Fortdauer des primären Leitungsprocesses im Spiele ist, kann dieser nicht auf rein transitorischen Störungen in den Bewegungs- und Druckzuständen des Wassers beruhen.

2) Da wir »Tropismus« für die durch einen einseitigen Reiz verursachten Bewegungen reserviren (II, p. 83, 356), so müssen wir consequenterweise anstatt der von Ch. Darwin (Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 238) eingeführten Bezeichnung »nyctitropisch« die Bezeichnung »nyctinastisch« verwenden.

Auch bei diesen aitionastischen Bewegungen geht die Krümmungsbewegung häufig und zum Theil ansehnlich über die Gleichgewichtslage hinaus, die zuweilen erst nach einer Anzahl von Oscillationen angenommen wird[1]. So werden z. B. die geschlossenen Blüthen von Crocus und Tulipa durch die plötzliche Erhöhung der Temperatur sehr weit geöffnet und kehren dann allmählich auf die geringere Öffnungsweite zurück, die sie bei Constanz der hergestellten Temperatur beibehalten. Ein derartiger Reactionsverlauf tritt auch bei Erniedrigung der Temperatur ein, wenn durch die Entfernung von 5 Blumenblättern dafür gesorgt ist, dass das übriggebliebene Perigonblatt bei der Schliessungsbewegung nicht an die übrigen Blumenblätter gepresst wird, also die angestrebte Bewegung real ausführen kann. Ein analoges Resultat wird ausserdem beim Verdunkeln und Erhellen mit den photonastisch reagirenden Blüthen, Laubblättern etc. erhalten. Unter diesen Umständen kommt es, besonders bei nyctinastischen Laubblättern, vor, dass die Verdunklung zwar eine ansehnliche Krümmungsbewegung verursacht, die endliche Gleichgewichtslage aber trotzdem nicht verschoben wird, weil das Blatt allmählich annähernd in diejenige Stellung zurückkehrt, die es zuvor bei Beleuchtung einnahm.

Die endliche Gleichgewichtslage ist natürlich unabhängig von den transitorischen Oscillationen, die daraus resultiren, dass die antagonistischen Gewebe in verschiedener Weise, also mindestens ungleich schnell, den neuen, bleibenden Gleichgewichtszustand erreichen. Demgemäss treten diese transitorischen Oscillationen zurück oder unterbleiben gänzlich, wenn man dafür sorgt, dass sich die Temperatur, die Beleuchtung, der Turgescenzzustand allmählich (also genügend langsam) ändern. Unter diesen Umständen fallen somit diejenigen Krümmungsreactionen aus, die nur bei schnellerem Wechsel der Beleuchtung, der Temperatur u. s. w. eintreten, durch die aber die definitive Gleichgewichtslage nicht verschoben wird. Diesen Voraussetzungen entsprechen in der That die empirischen Erfahrungen an den thermonastisch reagirenden Blüthen von Crocus, Tulipa u. s. w., an den photonastisch reagirenden Blättern von Impatiens, Robinia etc. Ferner ist es begreiflich, dass langsam reagirende oder wenig empfindliche Objecte auch bei schneller und ansehnlicher Veränderung der Temperatur, der Beleuchtung u. s. w. direct, d. h. allmählich und ohne transitorische Oscillationen, in die den neuen Bedingungen entsprechende Gleichgewichtslage übergehen. Uebrigens kann man sich diese Verhältnisse auch an Mechanismen versinnlichen. Denn wenn man z. B. zwei der Länge nach zusammengelöthete Metallstäbe, von welchen der eine mit einem schlechten Wärmeleiter umgeben ist, plötzlich erwärmt, so wird ebenfalls eine transitorische Krümmungsbewegung eintreten, gleichviel ob die beiden Stäbe denselben oder einen verschiedenen Ausdehnungscoefficienten besitzen, ob sie also endlich die Ausgangslage wieder gewinnen oder (wie bei einem Metallthermometer) eine bleibende Krümmung erfahren. Diese tritt aber bei langsamer Erwärmung allmählich und ohne Oscillationen ein, während unter diesen Umständen keine merkliche Krümmungsbewegung stattfindet, wenn den beiden verketteten Metallstäben derselbe Ausdehnungscoefficient zukommt.

In dem Organismus liegen aber die Verhältnisse nicht so einfach wie in

---

1) Vgl. Bd. II, p. 366. Ferner II, p. 423 für Ranken; II, p. 460 für Drosera etc.

einem Mechanismus. Denn wenn auch die physiologische Krümmungsbewegung zunächst durch die relativ ungleiche Veränderung der Wachsthumsthätigkeit (bezw. der elastischen Expansionsenergie) in den antagonistischen Hälften verursacht wird, so ist doch schon die Veränderung der Wachsthumsthätigkeit (bezw. des Turgors) das Resultat von verwickelten physiologischen Processen. Zudem werden durch die Krümmung, überhaupt durch die eingeleiteten Reactionen und durch die Inanspruchnahme, regulatorisch wirkende Reize ausgelöst und Gegenreactionen erweckt. Aus dem Zusammenwirken aller dieser Reactionen mit den ausgelösten und angestrebten aitionastischen Vorgängen resultiren dann ebensowohl der Verlauf der Bewegungsreaction, als auch die Gleichgewichtslage, auf welche sich endlich das Organ einstellt. Es handelt sich also in jedem Falle um verwickelte Processe, wie schon früher (II, p. 365, vgl. auch II, p. 199, 201) im allgemeinen und ferner bei der Besprechung der Reizbewegungen der Ranken (II, p. 424), der Tentakeln von Drosera u. s. w. (II, p. 460) dargethan wurde. Bei diesen Gelegenheiten ist ferner darauf hingewiesen, dass unter Umständen durch die Accommodationen, durch die Modification der Reizbarkeit und Reizstimmung, der Actionsfähigkeit u. s. w. Bedingungen geschaffen werden, die wiederum regulirend eingreifen und das auch dann, wenn das Organ während der Action dauernd seine Reizbarkeit bewahrt.

Zu den Factoren, die bei gewissen Pflanzen den Verlauf der aitionastischen Krümmungsbewegungen beeinflussen, gehören ferner die transitorischen Störungen, die durch den schnellen Wechsel der Temperatur, des Lichtes u. s. w., also durch den Uebergangsreiz verursacht werden[1]). So wird durch den Temperaturwechsel in den Perigonblättern von Crocus, Tulipa etc., durch den Lichtwechsel in den stark photonastisch reagirenden Laub- und Blumenblättern eine transitorische Wachsthumsbeschleunigung ausgelöst (vgl. II, § 103), die insofern von Bedeutung ist, als durch dieselbe die Actionsfähigkeit erhöht wird. Desshalb, und weil zugleich die antagonistischen Flanken in ungleichem Grade reagiren, erfolgt z. B. bei einem Temperaturabfall eine schnelle Schliessung der Blüthe von Crocus etc. selbst dann, wenn die Temperatur soweit erniedrigt wird, dass das Wachsthum fernerhin nahezu zum Stillstand kommt. Eine derartige transitorische Wachsthumssteigerung wird ausserdem u. a. durch die Tastreizung in den Ranken ausgelöst (II, p. 428), und es ist nicht zu bezweifeln, dass auch in diesem Falle die Wachsthumsbeschleunigung, also der Erfolg der Uebergangsreizung, ausfällt, wenn die Tastreizung sehr allmählich hergestellt und gesteigert wird.

Ganz spurlos dürfte übrigens die plötzliche Veränderung der Aussenbedingungen an keinem Organismus vorübergehen, wenn auch vielfach eine Wachsthumsstörung oder eine andere auffällige Reaction nicht bemerklich wird. Thatsächlich wird z. B. bei den meisten Pflanzen durch die sprungweise Variation der Temperatur (II, p. 93) und der Beleuchtung (II, p. 109) eine geringe, transitorische Wachsthumsstörung verursacht. In den ansehnlichen, transitorischen, aitionastischen Reactionen liegt also eine besondere Anpassung vor,

---

1) Vgl. Bd. I, p. 15; Bd. II, p. 93, 109, 152, 364. Ferner für Plasmabewegungen II, § 141 etc.

die es auch bedingt, dass speciell in den photonastischen Pflanzen eine vorübergehende Wachsthumsbeschleunigung noch durch eine verhältnissmässig langsame Abnahme der Helligkeit hervorgerufen wird. Uebrigens reagiren nicht alle Pflanzen im gleichen Grade, und es fehlt nicht an Organen, die anscheinend keine merkliche Uebergangsreizung erfahren, obgleich ihre Gleichgewichtslage durch die Veränderung der Temperatur, des Lichtes u. s. w. erheblich verschoben wird. Da es sich in jedem Falle um die Ausbildung specifischer Eigenheiten handelt, so ist es wohl möglich, dass es auch aitionastische Organe giebt, in welchen der plötzliche Wechsel der Temperatur, des Lichts u. s. w. eine transitorische Verzögerung (Depression) des Wachsthums hervorruft, so wie ja auch in dem Blattgelenke von Mimosa pudica durch den Uebergangsreiz (den Stossreiz) vorübergehend eine Turgorsenkung ausgelöst wird (II, § 91).

Da sich die photonastischen Reactionen mit dem täglichen Beleuchtungswechsel rhythmisch wiederholen, so kommt schon dieserhalb in der Natur eine tägliche, periodische Bewegung zu Stande (II, p. 248). Bei den typischen Schlafbewegungen wird indess die Rhythmik dadurch verstärkt und gesichert, dass auf die photonastische Reaction in einem ähnlichen Rhythmus Nachwirkungsbewegungen folgen, die in constanter Beleuchtung oder Dunkelheit allmählich ausklingen. Durch das Zusammenwirken dieser Nachwirkungsbewegungen und der sich an jedem Morgen und Abend wiederholenden, photonastischen Reactionen werden also, in der schon früher (II, p. 255) angedeuteten Weise, die Tagesbewegungen erzielt, die somit durch die Aussenverhältnisse bedingt sind, also nicht auf einer erblichen Periodicität beruhen (vgl. II, § 98).

Aber nicht alle aitionastischen Reactionen haben ansehnliche Nachwirkungsbewegungen zur Folge. Diese werden u. a. bei den thigmonastischen Bewegungen von Ranken, Drosera etc. vermisst und scheinen der Regel nach auch bei den thermonastischen und hydronastischen Bewegungen zurückzutreten. Demgemäss wird z. B. das Oeffnen und Schliessen der Blüthen von Crocus, Tulipa etc. der Hauptsache nach nur durch die directe thermonastische Reizung verursacht und geregelt. Da zudem der tägliche Gang der Temperatur viel unregelmässiger verläuft, als der tägliche Rhythmus der Beleuchtung, so ist es begreiflich, dass das tägliche Oeffnen und Schliessen der thermonastischen Blüthen grössere Unregelmässigkeiten bietet, als die periodische Bewegung der photonastischen Organe.

Nach dieser allgemeinen Orientirung sollen in Folgendem die photonastischen, thermonastischen und hydronastischen Bewegungen (bezw. Gleichgewichtslagen) etwas näher behandelt werden, wobei indess, ebenso wie bei der Besprechung der chemonastischen, thigmonastischen und seismonastischen Bewegungen, nur die auffälligen und besonders bemerkenswerthen Reactionen berücksichtigt werden können. Sachgemäss halten wir uns zunächst an die Erfolge, welche durch die Variation eines Agens bewirkt werden, um weiterhin (II, § 101, 102) einen Blick auf das Zusammengreifen verschiedener Factoren zu werfen. Dabei ziehen wir aber die einseitigen (tropistischen Reizwirkungen) nicht in Betracht, die vielfach und zum Theil in verwickelter Weise mit den aitionastischen Reactionen zusammenwirken.

Bei richtiger Würdigung und Combination der Grundzüge, die in Obigem, sowie in den Erörterungen über Bewegungsvorgänge (II, Kap. XI), über Reizbarkeit

(I, § 3), über die Beeinflussung des Wachsthums durch die Aussenbedingungen (II, Kap. VI) u. s. w. ausgesprochen sind, lassen sich, wenigstens im allgemeinen, die verschiedenartigen Reactionserfolge voraussagen und verstehen, die je nach den Eigenschaften der Organe und den obwaltenden Bedingungen erhalten werden. So ist es z. B. klar, dass an Stelle der Oeffnungsbewegung eine Schliessungsbewegung eintreten kann, wenn sich bei weiterer Steigerung der Temperatur, der Lichtintensität u. s. w. das Wachsthumsverhältniss entsprechend verschiebt, wenn also z. B. in der bis dahin epinastischen Flanke das Wachsthum dadurch verzögert wird, dass das Wachsthumsoptimum (II, p. 78) in diesem Gewebe früher erreicht und überschritten wird, als in dem antagonistischen Gewebe.

Ferner ist zu beachten, dass bei dauernder Constanz der Aussenbedingungen nur die autogenen Bewegungen fortgesetzt werden (II, § 79—82). Unter diesen Umständen fallen also die aitionastischen, überhaupt alle aitiogenen Bewegungen aus, während die Entfaltung der Laub- und Blumenblätter durch die selbstregulatorisch (autogen) gelenkte, specifische Wachsthumsthätigkeit in den antagonistischen Geweben bewirkt wird. Somit verhalten sich nunmehr die Blüthen, welche normalerweise Tagesbewegungen ausführen, wie die ephemeren (sich einmal öffnenden) Blüthen, die sich, wie schon früher (II, p. 385) bemerkt wurde, nicht scharf von den periodischen Blüthen unterscheiden lassen. Auch sind sowohl ephemere, wie periodische Blüthen mit kurzer oder längerer Lebensdauer bekannt[1]). Da diese durch die Aussenbedingungen modificirbar ist, so lässt sich unter Umständen, z. B. durch eine genügende Erniedrigung der Temperatur, die Lebensdauer einer kurzlebigen Blüthe so verlängern, dass eine Tagesbewegung möglich ist.

Wenn sich aber die Blüthen gewisser Pflanzen (z. B. Crocus) bei niedriger Temperatur oder bei schwacher Beleuchtung (Stellaria media) gar nicht öffnen, so ist dieses eine Folge davon, dass unter diesen (constanten) Bedingungen die Wachsthumsthätigkeit auf der Innenseite des Blumenblattes in keiner Entwickelungsphase in genügendem Maasse (relativ) gefördert wird, um das Auseinanderweichen der aneinander gepressten Blumenblätter zu bewirken. Dass diese aber während der Entwickelungsperiode (II, § 2) eine Bewegungsthätigkeit im Sinne der Oeffnungsbewegung anstreben, ergiebt sich aus den autogenen Lagenänderungen, welche ein Blumenblatt von Crocus, Tulipa u. s. w. durchmacht, nachdem ihm durch Entfernung der übrigen fünf Blumenblätter die Bewegungsfreiheit verschafft ist. Unter diesen Umständen krümmt sich das junge Blumenblatt soweit nach innen, dass es zuweilen mit der Längsachse der Blüthe einen rechten Winkel bildet. Mit der Zeit wird aber diese Krümmung schwächer und bei einem bestimmten (constanten) Temperaturgrad endlich soweit ausgeglichen, dass sich das Perigonblatt annähernd in der Lage befindet, die es in der geschlossenen, intacten Blüthe annimmt. Bei einer etwas höheren Temperatur wird also endlich eine Oeffnung der Blüthen erfolgen, die aber später eintritt und geringer ausfällt, als bei einer (constanten) günstigeren Temperatur. Da aber eine plötzliche Temperatursteigerung transitorisch eine über die Gleichgewichtslage hinausgehende Oeffnungsbewegung hervorruft (II, p. 477), so kann durch die Temperaturerhöhung vorübergehend eine Oeffnung der Blüthe von Crocus, Tulipa etc. auch dann bewirkt werden, wenn die Blüthe in demjenigen Gleichgewichtszustand geschlossen bleibt, welcher der erhöhten (constanten) Temperatur entspricht. Auch diese Betrachtungen gelten für die photo- und hydronastischen Reactionen.

---

1) Vgl. über die Lebensdauer der Blüthen etc. Oltmanns, Bot. Ztg. 1895, p. 32, 52; Hansgirg, Physiologisch. u. Phycophytolog. Untersuch. 1893, p. 15; Kerner, Pflanzenleben I. Aufl., 1891, p. 269.

Gegenüber den Blüthen, die unter normalen Verhältnissen cleistogam sind, kann man die Blüthen, welche sich nur unter ungewöhnlichen Aussenbedingungen nicht öffnen, facultativ cleistogam und zur Kennzeichnung des Factors, der hauptsächlich das Geschlossenbleiben verursacht, thermo-, photo- oder hydrocleistogam nennen (Hansgirg, l. c. p. 10). Uebrigens ist einleuchtend, dass sich eine facultativ cleistogame Blüthe unter Umständen (je nach Standort, Jahreszeit, Klima) auch unter den in der Natur gebotenen Bedingungen nicht öffnet, und dass ferner das Geschlossenbleiben durch das Zusammenwirken verschiedener Factoren bedingt sein kann.

Nutzen der Bewegungen. Die geringfügigen photo-, thermo- und hydronastischen Bewegungen sind wohl accessorische Reactionen, denen keine ökologische Bedeutung zukommt. Dagegen dürften die ansehnlichen Schliessungsbewegungen der Blüthen darauf berechnet sein, zur Nachtzeit (bezw. bei Nachtblühern zur Tageszeit) den Besuch von Insecten zu verhindern, oder die Sexualorgane gegen Beschädigung durch Thau, oder auch, bis zu einem gewissen Grade, gegen eine benachtheiligende Abkühlung zu schützen[1]. In solchem Sinne mag auch die Senkung der Blüthen- und Blüthenstandstiele wirken, durch welche die Blüthen gewisser Pflanzen während der Nacht in eine abwärts gerichtete Lage gebracht werden.

Bei Laubblättern muss die Bedeutung der Schlafbewegungen darin gesucht werden, dass durch die gegenseitige Annäherung oder Aneinanderpressung der Blätter und Blättchen (II, § 97) irgend ein Vortheil gewonnen wird. In der That wird durch diese Reduction der freien Oberfläche in heiteren Nächten die Strahlung und Abkühlung vermindert (II, p. 304, § 159), was wiederum zur Folge hat, dass sich, wie Ch. Darwin[2] fand, an die in Nachtstellung befindlichen Blätter weniger Thau absetzt, als an gleichartige Blätter, die durch eine entsprechende Bandagirung während der Nacht zwangsweise in Tagstellung erhalten werden. Da diese in Tagstellung erhaltenen Blätter in kühlen Nächten mehr litten, als die normal schlafenden Blätter, so nimmt Ch. Darwin (l. c.) an, dass die nyctinastischen Bewegungen darauf berechnet seien, die Schädigung durch eine vorübergehende nächtliche Abkühlung thunlichst zu verringern, während nach Stahl[3] der Nutzen der Schlafbewegungen darin bestehen soll, dass durch die Verringerung der Thaubildung die Verstopfung der Spaltöffnungen und damit die Sistirung der Transpiration verhütet wird (vgl. II, § 38). In wie weit von diesen Ansichten eine oder beide berechtigt sind, und ob noch andere ökologische Vortheile in Betracht kommen, müssen weitere Untersuchungen entscheiden.

Jedenfalls ist schon aus dem Gesagten zu ersehen, dass diese aitionastischen Bewegungen eine verschiedenartige ökologische Bedeutung haben können, und wir werden noch bei Behandlung der Richtungsbewegungen erfahren (II, § 131, 132), dass in manchen Fällen Organe durch photonastische Reactionen in Verbindung mit tropistischen Bewegungen in eine bestimmte Lage gebracht werden, die auf die Ausnutzung des Lichtes oder auf die Vermeidung einer zu intensiven Lichtwirkung u. s. w. abzielt. Da aber eine allseitige Betrachtung der aitionastischen Bewegungen auch

1) Hansgirg, l. c. p. 175; Kerner, l. c. Bd. II, p. 112. Die Schutzmittel des Pollens 1873. C. K. Sprengel (Das entdeckte Geheimniss der Natur im Bau u. in d. Befruchtung d. Blumen 1793, p. 13) sieht in den Blüthenbewegungen eine Schutzeinrichtung für den Nektar.

2) Ch. Darwin, Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 240, 250, 340; Botan. Centralbl. 1881, Bd. 8, p. 77.

3) Stahl, Bot. Ztg. 1897, p. 81. — In dieser Schrift ist Näheres über die ökologische Bedeutung dieser Bewegungen zu finden.

die schwächeren Reactionen zu berücksichtigen hat, so kann man nicht, wie es Ch. Darwin (l. c. p. 253, 270) thut, aus teleologischen Rücksichten nur die ansehnlichen Schlafbewegungen als nyctinastische Bewegungen bezeichnen.

97. Verbreitung der photonastischen und der täglichen Bewegungen.

Auffällige Tagesbewegungen werden besonders von Laub- und Blüthenblättern verschiedener Pflanzen ausgeführt, und zwar werden diese nyctinastischen Bewegungen bei gewissen Pflanzen wesentlich durch den täglichen Wechsel der Beleuchtung, bei anderen dagegen durch den Gang der Temperatur verursacht und regulirt. Nicht selten ist aber neben der photonastischen eine geringe oder ansehnliche thermonastische Reactionsfähigkeit ausgebildet. Da in diesem Falle



Fig. 57. Spross von Desmodium gyrans. *A* in Tagstellung. *B* in Nachtstellung (nach Darwin).

die Abnahme, bezw. die Zunahme von Licht und Temperatur in der Regel eine gleichsinnige Krümmungsreaction hervorrufen, so pflegen diese beiden Factoren in der Natur Morgens und Abends in demselben Sinne zu wirken, also sich zu unterstützen. An dieser Stelle wollen wir uns indess zunächst an Objecte halten, die allein oder vorwiegend photonastisch reagieren, bei denen also der tägliche Beleuchtungswechsel genügt, um, bei Constanz der Temperatur und der anderen Aussenbedingungen, die periodischen Schlafbewegungen hervorzurufen.

Derartige photonastische Schlafbewegungen bestehen im allgemeinen in Krümmungsreactionen, die durch Wachsthum oder durch Variation ausgeführt werden (II, § 78). Es ist auch bereits (II, p. 481) auf die ökologische Bedeutung hingewiesen, welche diese Bewegungen dann gewinnen, wenn sie ausgiebig genug sind, um Abends den Schluss von Blüthen oder das Aneinanderpressen von Laubblättern herbeizuführen.

Sind typische Bewegungsgelenke vorhanden, so werden in diesen vielfach mehr oder minder auffällige, tägliche Variationsbewegungen ausgeführt. Diese nyctinastischen Bewegungen findet man also bei den Blättern der meisten Leguminosen und Oxalideen, ferner bei den Blättern von Marsilia, Porliera, Portulaca, Phyllanthus Niruri u. s. w. Aus der Fig. 57 ist z. B. zu ersehen, dass Desmodium gyrans durch die Hebung der Blattstiele und die gleichzeitige Senkung der Blattlamina aus der Tagstellung (*A*) in die Nachtstellung (*B*) übergeht und damit ein ganz verändertes Aussehen gewinnt. Eine derartige Veränderung wird bei Oxalis acetosella [1]) durch die abendliche Senkung und das Zusammenschlagen, bei Trifolium durch die Hebung der 3 Blättchen herbeigeführt. Bei dem Fiederblatte von Amorpha (Fig. 58), Robinia u. s. w. bewegen sich die am Tage ausgebreiteten Blättchen Abends abwärts und legen sich in der Nachtstellung mit der Unterseite aneinander, während sich z. B. die Blättchen von Acacia lophantha, Mimosa pudica Abends erheben und mit der Oberseite aneinanderpressen [2]). Da sich bei Mimosa pudica am Abend zugleich der Hauptblattstiel senkt, so wird durch die abendliche nyctinastische Bewegung eine formal ähnliche Lagenänderung erzielt, wie durch die mechanische Reizung (Fig. 48, p. 433). Aus den mitgetheilten Beispielen ergiebt sich aber bereits, dass nur in einzelnen Fällen, neben der photonastischen auch die seismonastische Reizbarkeit ausgebildet ist und dass die Bedeutung der Gelenke zumeist in der Ausführung nyctinastischer Bewegungen zu suchen ist.

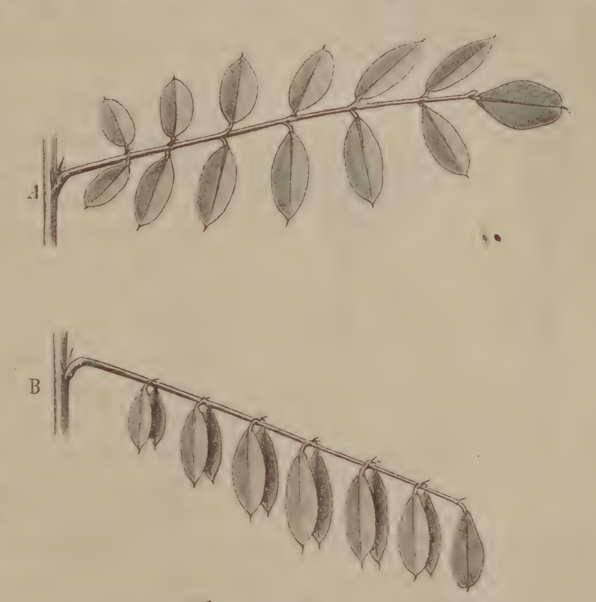


Fig. 58. **Blatt von Amorpha fruticosa.** *A* **in Tagstellung.** *B* **in Nachtstellung.**

---

1) Die Blättchen nehmen also eine ähnliche Stellung ein, wie nach mechanischer Reizung. Vgl. Fig. 49, p. 434.

2) Eine Zusammenstellung der Pflanzen mit Schlafbewegungen bei A. Hansgirg, Physiolog. u. Phycophytolog. Unters. 1893; Neue Unters. über den Gamo- u. Karpotropismus, sowie über Reiz- u. Schlafbewegungen 1896 (Sitzungsb. d. Böhmisch. Ges. d. Wiss.); (Beihefte z. botan. Centralbl. 1902, Bd. 12, p. 267, 272.) Vgl. ferner Pfeffer, Periodische Bewegungen d. Blattorgane 1875, p. 159 u. die dort citirte Lit. Zahlreiche Thatsachen u. Abbildungen bei Ch. Darwin, Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881; ferner bei A. Kerner, Pflanzenleben 1887, Bd. I, p. 497. Weitere Thatsachen z. B. bei L. Popow, Botan. Jahresb. 1880, p. 278 (Gleditschia; Brückner, Botan. Centralbl. 1882, Bd. 12, p. 171; Vöchting, Bot. Ztg. 1888, p. 519 (Malvaceae); F. W. Oliver, Bot. Centralbl. 1891, Bd. 45, p. 52 (Abrus; G. Paoletti, Nuov. giornal. botan. Italian. 1892, Bd. 24, p. 65 (Porliera); Möbius, Bot. Centralbl. 1894, Bd. 15, p. 8; Jost,

Während die nyctinastischen Variationsbewegungen, allerdings zum Theil mit allmählich nachlassender Amplitude, häufig bis gegen das Lebensende des Blattes andauern, werden die nyctinastischen Nutationsbewegungen nur durch die jeweils wachsthumsthätigen Partien des Blattstieles und der Blattlamina vermittelt. Demgemäss werden diese Bewegungen, je nach der Entwickelungsdauer des Blattes, nur während einiger Tage oder während einer längeren Zeit ausgeführt und mit dem Fortschreiten der Ausbildung allmählich eingestellt. Thatsächlich fallen aber bei den meisten Pflanzen die täglichen Bewegungen der noch wachsthumsthätigen, dorsiventralen Blattorgane gering aus. Dagegen sind Impatiens noli tangere und parviflora, Sigesbeckia orientalis (Pfeffer), Myriophyllum proserpinacoides (Stahl), Stellaria media (Batalin) Pflanzen, deren Laubblätter sich Abends ansehnlich erheben, während sich u. a. die Blätter von Nicotiana rustica, Chenopodium album, Amaranthus am Abend stark nach abwärts krümmen[1].



Fig. 59. Hieracium pilosella. A in Tagstellung. B in Nachtstellung.

Blüthen, die photonastische Schlafbewegungen ausführen, finden sich z. B. bei verschiedenen Oxalideen, Mesembryanthemeen, Nymphaeaceen, Compositen[2]. Bei den letzteren wird die abendliche Schliessung des Köpfchens durch die Einkrümmung der Zungenblüthen, also bei Leontodon, Hieracium etc. (Fig. 59) durch die Action aller Einzelblüthen, bei Bellis u. s. w. durch die Bewegung der Randblüthen erzielt. Letztere vollführen übrigens bei Chrysanthemum u. s. w. am Abend die entgegengesetzte Bewegung, gehen also aus der ausgebreiteten Tagstellung in eine abwärts und rückwärts gekrümmte Lage über. Auch gibt es Blüthen, die auf Bestäubung durch Nachtschmetterlinge angewiesen sind, und die sich in zweckentsprechender Weise gerade am Abend öffnen und am Morgen wiederum schliessen[3].

Eine photonastische Krümmungsthätigkeit kommt ferner den am Tage horizontalen oder abwärts gekrümmten Laubsprossen von Mimulus Tilingii zu, die sich Abends bis zur Verticalstellung erheben[4]. Vielleicht ist der Beleuchtungswechsel auch bei der Erzielung der abendlichen Senkung der Blüthenstände von

Bot. Ztg. 1897, p. 17; Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 31, p. 345; A. Ewart, Annals of Botan. 1897, Bd. 11, p. 439; Stahl, Bot. Ztg. 1897, p. 85 u. in den noch fernerhin zu citirenden Schriften. [L. Linsbauer, Ber. d. bot. Gesellsch 1903, p. 27.]

1) Weitere Thatsachen in den in der vorigen Anm. citirten Schriften von Hansgirg, Darwin, Pfeffer, Stahl, Jost u. s. w., sowie bei Batalin, Flora 1873, p. 437.

2) Weitere Beispiele bei Hansgirg, Pfeffer, Jost, l. c. Ferner Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 195, 210; Royer, Annal. d. scienc. naturell. 1868. V. sér., Bd. 9, p. 355; Kerner, Pflanzenleben Bd. 2, p. 208; A. Burgerstein, Ueber die nyctitrop. Bewegung. d. Perianthien 1887 u. Oesterreich. Bot. Zeitschrift 1901, Nr. 6. Oltmanns, Bot. Ztg. 1895, p. 31; (R. Scott, Annals of Botan. 1903, Bd. 17, p. 761, [Sparmannia])

3) Vgl. Hansgirg, l. c. 1893, p. 12; Oltmanns, l. c. 1895, p. 50.

4) Vöchting, Ber. d. bot. Gesellsch. 1898, p. 39.

Daucus, Falcaria, Scabiosa und der Blüthen von Viola betheiligt, die der Hauptsache nach durch die Erniedrigung der Temperatur veranlasst zu werden scheint[1].

Näheres über die Verbreitung und Gestaltung der Schlafbewegungen findet man in den citirten Schriften. Erwähnt sei noch, dass nach Morren[2] auch die Staubgefässe von Sparmannia africana Schlafbewegungen ausführen, die durch fernere Studien vermuthlich auch bei niederen Organismen aufgefunden werden.

Das Zustandekommen und die Mechanik der nyctinastischen Bewegungen wird später (II, § 103, 104) behandelt werden, und es genügt, an dieser Stelle darauf hinzuweisen, dass die Variationsbewegungen auf ein kurzes Gelenk beschränkt sind, während bei den Nutationsbewegungen eine wachsende Partie von ansehnlicher Ausdehnung betheiligt sein kann. Unter Umständen ist sogar der grössere Theil des Blattes krümmungsthätig, und so kann es kommen, dass, wie bei den schlafenden Blumenblättern von Silene nutans u. s. w., ein Einrollen des Blattes eintritt[3]. Das ungleichzeitige Erlöschen des Wachsthums in den verschiedenen Partieen eines Organes bringt es aber mit sich, dass die wachsthums- und bewegungsthätige Zone mehr und mehr eingeengt wird (vgl. II, p. 11). So werden z. B. bei Malva die nyctinastischen Bewegungen zunächst in dem Blattstiel, schliesslich aber nur noch in dem Blattgelenk ausgeführt[4].

Die Bewegungen vollziehen sich zumeist in einer vertical oder anders gerichteten Ebene. In manchen Fällen wird indess eine complicirte Raumcurve beschrieben, und zuweilen wird eine Drehung ausgeführt, die z. B. bei Phyllanthus Niruri, Cassia u. s. w.[5] so weit geht, dass sich die am Abend (vgl. Amorpha, Fig. 58, p. 483) abwärts schlagenden Blättchen in der Nachtstellung mit ihren morphologischen Oberseiten berühren. Diese, sowie die schwächeren Drehungen der Blättchen von Mimosa pudica, sind natürlich, wie alle aitionastischen Bewegungen, durch den Bau des Bewegungsorganes fest bestimmt, und zwar wird die Blättchendrehung von Mimosa, vielleicht auch von Phyllanthus niruri, in dem Bewegungsgelenke nicht durch eine echte Torsion, sondern durch Bewegungen in zwei verschiedenen Ebenen erzielt[6]. Wie bei anderen Bewegungsvorgängen (II, § 77) rückt das sich nyctinastisch bewegende Organ entweder ziemlich gleichmässig oder auch stossweise fort. Jedoch ist zu untersuchen, ob das auffällige stossweise Fortrücken, das Darwin[7] an dem Blatte von Averrhoa bilimbi beobachtete, nicht etwa durch die Bethätigung autonomer Bewegungen bedingt ist.

---

1) Lit. bei Hansgirg, l. c. 1893, p. 88; Vöchting, l. c. 1898, p. 42 u. Jahrb. f. wiss. Bot. 1890, Bd. 21, p. 285; Pfeffer, Period. Beweg. 1875, p. 162; Wittrock, Bot. Centralbl. 1883, Bd. 16, p. 220; Kerner, Pflanzenleben Bd. I, p. 494; Bd. II, p. 120. — Nach E. Knoch (Bibliothec. botanica 1899, Heft 47, p. 17) werden die Blüthenknospen von Victoria regia und Nymphaea blanda durch die Krümmung des Blüthenstiels am Abend unter die Wasserfläche geführt. Ob diese periodische Bewegung wesentlich durch Licht, Temperatur oder andere Factoren verursacht wird, ist nicht untersucht.

2) Vgl. Pfeffer, l. c. p. 162.

3) Vgl. Hansgirg, l. c. 1893, p. 13.

4) Vöchting, Bot. Ztg. 1888, p. 519.

5) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 159; Darwin, Bewegungsvermögen 1881, p. 335.

6) Schwendener, Gesammelt. botan. Mittheil. 1897, Bd. II, p. 214, 242.

7) Ch. Darwin, l. c. p. 282. Vgl. auch M. M. Dewèvre u. E. Bordage, Revue générale d. Botan. 1892, Bd. 4, p. 77.

Wird die weitere Bewegung eines Blattes durch das Anpressen an den Stengel, an ein anderes Blatt u. s. w. unmöglich gemacht, so dauern doch die Krümmungsbestrebungen in der activen Zone fort, so dass der gegen die Widerlage ausgeübte Druck bis zu einem Maximum zunimmt, und dann so lange abnimmt, bis endlich die rückgängige Bewegung beginnt. Demgemäss geht z. B. die Krümmungsbewegung eines Blättchens von Acacia lophantha oder Mimosa viel weiter, wenn die mechanische Hemmung durch die Entfernung des gegenüberliegenden Blättchens beseitigt ist. In diesem Falle beginnt, wie bei anderen freien Blättern, die rückgängige Bewegung bald nach der Erreichung der extremen Nachtstellung. Die Sistirung der Bewegung und die längere Dauer der Aneinanderpressung in dem intacten Blatte findet also in dem Gesagten seine einfache Erklärung[1]).

Die Berücksichtigung der Blüthen- und Laubblätter u. s. w. lässt ohne weiteres erkennen, dass die Blattorgane einer Pflanze zu verschiedenartigen oder verschieden gerichteten Bewegungen befähigt sein können. In dieser Hinsicht können sogar die Theile desselben Blattes Differenzen bieten. Ich erinnere daran, dass sich bei Desmodium gyrans (Fig. 57, p. 482) und bei Phaseolus vulgaris am Abend der Blattstiel hebt, während sich die Blattlamina senkt. Auch bei Mimosa pudica bewegen sich der primäre Blattstiel und die Blättchen nicht in derselben Richtung (vgl. Fig. 48, p. 433). Ferner führen an dem Fingerblatt bestimmter Lupinus-Arten einige Blättchen bei dem Uebergang in die Nachtstellung eine Hebungs-, andere eine Senkungsbewegung aus. Weiter nennt Darwin einige Pflanzen, bei denen sich die Cotyledonen anders bewegen als die Laubblätter; und bei den jungen Cotyledonen von Trifolium strictum wird ausser der Gelenkbewegung eine Drehung des Blattstiels ausgeführt (Darwin, l. c. p. 267). Erwähnt sei noch, dass bei Bauhinia am Abend eine Lagenänderung des Blattes und ausserdem ein Zusammenfalten der Lamina eintritt (Darwin, l. c. p. 318). Es ist auch leicht zu verstehen, dass die Blätter durch die abendliche Bewegung zwar vielfach, aber nicht in allen Fällen, in eine Lage gebracht werden, die derjenigen ähnelt, welche sie in der Knospenlage einnahmen[2]).

Da die hier behandelten Tagesbewegungen durch photonastische Reactionen, in Verbindung mit Nachwirkungsbewegungen, zu Stande kommen, so wird jederzeit durch Verdunklung, bezw. durch Erhellung, eine mehr oder weniger ansehnliche Krümmungsbewegung hervorgerufen, die gleichsinnig mit derjenigen nyctinastischen Bewegung gerichtet ist, die am Abend, bezw. am Morgen, eintritt (vgl. II, § 98). In beiden Fällen pflegt die Bewegung, und zwar zum Theil erheblich, über diejenige Gleichgewichtslage hinauszugehen, die bei constanter Beleuchtung oder Dunkelheit angenommen wird (vgl. II, p. 477). Daher kommt es, dass z. B. eine schlafende Blüthe in den Morgenstunden die ansehnlichste Oeffnungsweite erreicht (vgl. II, § 101).

Mit dem Wechsel der (constanten) Beleuchtung wird die Gleichgewichtslage wohl in allen Fällen, jedoch in verschiedenem Grade, verschoben. Verhältnissmässig gering fällt diese Verschiebung z. B. bei Phaseolus und Acacia lophantha aus, deren Blätter und Blättchen bei einer durch Verdunklung hervorgerufenen Bewegung ungefähr in die frühere Lage zurückkehren, die, wenigstens von einem Theil der Blätter, annähernd bewahrt wird, auch dann, wenn die Pflanze dauernd im Dunkeln verbleibt. Dagegen nehmen u. a. die Blätter von

1) Pfeffer, l. c. p. 48, 160 Vgl. dieses Buch Bd. II, p. 480.
2) Vgl. Pfeffer, l. c. p. 160; R. Diez, Flora 1887, p. 577.

Impatiens noli tangere und Chenopodium album im Dunkeln eine Gleichgewichtslage an, die zwischen Tag- und Nachtstellung liegt, und sich, je nach der Pflanzenart, dieser oder jener Lage nähert. Aehnlich verhalten sich die Blüthen, welche nyctinastische Bewegungen ausführen[1]).

Derartige photonastische Verschiebungen der Gleichgewichtslage treten aber auch bei Organen ein, die in Folge des täglichen Beleuchtungswechsels keine auffälligen Schlafbewegungen ausführen, weil sie auf diesen Lichtwechsel nicht schnell genug oder doch nicht derart reagiren, dass eine Krümmungsbewegung entsteht (II, § 96). Diese photonastischen Reactionen spielen in der That in vielen Fällen eine gewisse und zum Theil eine hervorragende Rolle bei der Herstellung der Gleichgewichtslage, die dorsiventrale Organe annehmen. Da sich diese Gleichgewichtslage aber im allgemeinen als Resultante aus dem Zusammengreifen von heteronastischen, tropistischen und anderweitigen Reactionen und Factoren ergiebt, so kann erst später (II, § 101, 102, 131, 132) auf die Mitbetheiligung der photonastischen, thermonastischen u. s. w. Vorgänge eingegangen werden. Indess sei schon hier darauf hingewiesen, dass z. B. die Blätter von Taraxacum officinale, Plantago media, Primula elatior, zum Theil in Folge von photonastischen Wirkungen, an tiefschattigen Standorten eine aufstrebende, bei starker (diffuser) Beleuchtung aber eine mehr oder minder horizontale Lage annehmen, so dass zuweilen die Blattrosette dem Boden angepresst ist. Demgemäss wird bei den Blättern dieser und vieler anderer Pflanzen durch Beleuchtung die epinastische, durch Verdunklung die hyponastische Wachsthumsthätigkeit gefördert (vgl. II, p. 83), und man kann sich leicht überzeugen, dass nach der Lichtentziehung die noch wachsthumsthätigen Blätter allmählich in eine steilere Lage übergeführt werden. Umgekehrt wird bei den Blättern von Impatiens, Helianthus annuus, Ceratophyllum, Myriophyllum etc. durch Verdunklung eine Förderung der epinastischen Wachsthumsthätigkeit und dadurch eine mehr oder minder ansehnliche Rückwärtskrümmung der Blätter verursacht[2]).

Wie schon erwähnt, finden sich analoge Verhältnisse bei den schlafenden Blüthen und auch bei gewissen Blüthen, die keine auffälligen Schlafbewegungen ausführen. Zu letzteren gehören z. B. die Blüthen von Stellaria media, Holosteum umbellatum, Veronica hederifolia, Drosera rotundifolia, die bei schwacher Beleuchtung verblühen, ohne sich jemals zu öffnen, die also photocleistogam sind[3]). Besonders bei Stellaria media tritt erst bei ansehnlicher Helligkeit die Oeffnung der Blüthen ein, die z. B. hinter einem Nordfenster auszubleiben pflegt.

Alle unsere Betrachtungen, die sich nur auf mässige Lichtintensitäten

---

1) Vgl. z. B. Pfeffer, l. c. p. 19, 38, 49. Die Gleichgewichtslage ändert sich natürlich bei Constanz der Ausseneinflüsse aus inneren Ursachen. Vgl. II, § 79, p. 480, sowie Pfeffer, l. c. p. 49 etc.; Jost, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 31, p. 382.

2) Lit. A. B. Frank, Die natürl. wagerechte Richtung von Pflanzentheilen 1870, p. 46; W. Detmer, Bot. Ztg. 1882, p. 787; Wiesner, Bot. Ztg. 1884, p. 677; S. H. Vines, Annals of Botany 1889, Bd. III, p. 421; F. Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 272; Möbius, Biolog. Centralblatt 1894, Bd. 15, p. 8, 14.

3) Lit. Vöchting, Jahrb. f. wiss. Bot. 1893, Bd. 25, p. 180; A. Hansgirg, Physiol. u. Phycophytol. Untersuch. 1893, p. 27, 45, 53; [Beihefte z. Botan. Centralbl. 1902, Bd. 12, p. 271]; Oltmanns, Bot. Ztg. 1895, p. 31; Leclerc du Sablon, Rev. général. d. Botan. 1900, Bd. 12, p. 305. Vgl. dieses Buch II, p. 480.

beziehen, lassen die Frage offen, ob und in wie weit durch eine weitere und genügende Steigerung der diffusen Beleuchtung eine Umkehrung der photonastischen Reaction (Bewegungsrichtung) eintritt (vgl. II, p. 480). In dieser Richtung fehlen ausgedehnte und kritische Studien, denn die Experimente, in welchen durch eine einseitige Sonnenwirkung Blattbewegungen[1]) hervorgerufen wurden, geben auf unsere Frage keine Antwort. Thatsächlich wird aber durch eine starke, diffuse Beleuchtung eine Senkung der Blättchen von Oxalis[2]) bewirkt, und nach Ewart (l. c.) scheint bei verschiedenen Blättern, die Variationsbewegungen ausführen, durch eine genügende (supraoptimale) Steigerung der (diffusen) Lichtintensität eine Umkehrung verursacht zu werden. Anscheinend beruht es auch auf einer derartigen Umkehrung der heteronastischen Wachsthumsverhältnisse, dass sich, wie Oltmanns[3]) fand, die Blüthen von Tragopogon brevirostris sowohl bei genügender Abnahme, als auch bei genügender Erhöhung der Beleuchtung schliessen.

§ 98. Entstehung der photonastischen Tagesperiode.

Es wurde schon (II, p. 479) hervorgehoben, dass durch den täglichen Beleuchtungswechsel in den photonastisch reagirenden Organen rhythmische Tagesbewegungen verursacht werden, die Nachwirkungsbewegungen zur Folge haben, und dass durch das Zusammenwirken dieser Nachwirkungsbewegungen und der sich an jedem Morgen und Abend wiederholenden photonastischen Wirkungen die nyctinastischen Bewegungen verstärkt und regulirt werden.

Die Realität dieser Nachwirkungen ergiebt sich daraus, dass die Tagesbewegungen eine specifisch verschiedene Zeit hindurch in einem ähnlichen Tempo, aber mit allmählich nachlassender Amplitude, fortgesetzt werden, wenn die photo-

---

1) Es ist lange bekannt, dass, durch einseitige Besonnung, in den Bewegungsgelenken von Acacia, Mimosa, Robinia etc. eine nach dem Lichte hin gerichtete Krümmung und damit, unter entsprechender Bewegung der Blattlamina, eine partielle oder vollständige Profilstellung des Blattes erzielt wird. Es handelt sich hierbei, analog wie bei der einseitigen Wirkung von diffusem Licht auf Gelenke, um eine heliotropische Krümmung, die durch die relativ höhere Turgorsenkung in der stärker beleuchteten Seite erzielt wird (vgl. II, § 129). Diese zuweilen als Tagesschlaf bezeichnete Reaction, durch die zweckentsprechend die Transpiration vermindert und das Chlorophyll geschützt wird (Wiesner, Die natürl. Einrichtungen zum Schutze d. Chlorophylls 1875, p. 62; Stahl, Bot. Ztg. 1897, p. 91), hat Ch. Darwin Paraheliotropismus genannt. Vgl. Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 62 u. die hier citirte Lit. Ferner Ch. Darwin, Bewegungsvermögen 1881, p. 579; Hansgirg, 1893, l. c. p. 134; Oltmanns, Flora 1892, p. 238; W. P. Wilson, Contributions from the Botanic. Laboratory of the University of Pennsylvania 1892, Bd. I, p. 66; Ewart, Annals of Botany 1897, Bd. 11, p. 447; Jost, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 31, p. 385. Dass dieser Erfolg nicht durch einseitige Erwärmung erzielt wird, ergiebt sich daraus, dass die Reaction auch an submersen Objecten eintritt und, wie andere Lichtreactionen (II, § 113), hauptsächlich durch die blauen und stärker brechbaren Strahlen verursacht wird (Ewart, l. c. p. 451, 480; J. M. Macfarlane, Bot. Centralbl. 1895, Bd. 61, p. 136). Ueber den Einfluss höherer Temperatur vgl. II, § 99.

2) Pfeffer, l. c. p. 60.

3) Oltmanns, Bot. Ztg. 1895, p. 51.

nastischen Wirkungen aufhören, wenn also die bisher dem täglichen Beleuchtungswechsel ausgesetzte Pflanze in constante Beleuchtung oder Dunkelheit gebracht wird. In beiden Fällen dauert es, z. B. bei den Blättern von Acacia lophantha, Mimosa pudica, Impatiens noli tangere, Sigesbeckia orientalis, 4 bis 8 Tage, bevor die zunächst ansehnlichen Nachwirkungsbewegungen unmerklich werden, während diese im Dunkeln bei den Blüthen von Oxalis rosea in 3—4 Tagen, bei den Blüthen von Bellis perennis in 1—2 Tagen ausklingen[1]).

Nach einer solchen Aufhebung der Tagesperiode nehmen die Blätter die den Beleuchtungs- und den übrigen Verhältnissen entsprechende Gleichgewichtslage an (II, p. 487) und stellen, bei Constanz der Aussenbedingungen, die Krümmungsbewegungen ein, sofern sie nicht mit einer autonomen Bewegungsthätigkeit ausgestattet sind, die naturgemäss fortdauert (II, § 79). Ueberhaupt sind diese Blätter, sofern die übrigen Aussenbedingungen günstig sind (über Dunkelstarre vgl. II, § 105), in vollem Maasse actions- und reactionsfähig. Demgemäss ist eine Pflanze, bei der die Tagesperiode durch dauernde Beleuchtung eliminirt wurde, auch photonastisch empfindlich, und wird durch die Lichtentziehung zu einer Krümmungsreaction veranlasst, die gleichsinnig mit der abendlichen Schlafbewegung gerichtet ist. Während aber in meinen Versuchen die Blättchen von Acacia lophantha und Trifolium pratense, sowie das Endblatt von Desmodium gyrans (Fig. 57, p. 482) bei einer plötzlichen Verdunklung im Laufe von $^3/_4$—2 Stunden in die volle Nachtstellung übergingen, wurde diese nicht ganz erreicht von den Blättern der Impatiens noli tangere, die sich immerhin sehr erheblich senkten. Die Blätter von Sigesbeckia orientalis bewegten sich aber nur um 10—30 Grad, obgleich bei der normalen Tagesbewegung die abendliche Senkung gegen 100 Grad beträgt[2]).

Uebrigens gewähren auch die dem täglichen Beleuchtungswechsel ausgesetzten Pflanzen einen Maassstab für die photonastische Reizbarkeit und Reactionsgrösse. Denn durch eine Verdunklung während der Tageszeit wird bei Sigesbeckia nur eine geringe, bei Acacia und den anderen oben genannten Pflanzen aber eine ansehnliche photonastische Krümmung verursacht. Im allgemeinen pflegt diese photonastische Reaction bei den Variationsbewegungen ansehnlicher auszufallen als bei den Nutationsbewegungen. Indess reagiren die Gelenke von Portulaca sativa nur schwach, die nutirenden Blätter von Impatiens noli tangere und parviflora aber stark photonastisch[3]).

Nach der Eliminirung der Tagesperiode durch künstliche Beleuchtung beschränkt sich die photonastische Reaction nicht auf einen einmaligen Hin- und Hergang, sondern dieselbe hat, analog wie die Tagesperiode, Nachwirkungen zur Folge, die natürlich nicht ansehnlich sein können, wenn die photonastische Krümmungsbewegung nur gering ausfällt. In diesem Falle, der bei Sigesbeckia vorliegt, lässt sich dann schön das Zustandekommen der vollen Bewegungsamplitude durch das Zusammenwirken der Nachschwingungen und der sich rhythmisch wiederholenden, neuen photonastischen Wirkungen verfolgen. Zu

1) Pfeffer, Period. Bewegungen d. Blattorgane 1875, p. 34 ff.

2) Pfeffer, l. c. p. 39. Die von mir als Sigesbeckia flexuosa bezeichnete Pflanze erwies sich bei näherer Bestimmung als eine Form von Sigesbeckia orientalis L.

3) Pfeffer, l. c. p. 15, 39.

einem derartigen Versuche diente mir (l. c. p. 40) u. a. eine Sigesbeckia orientalis, die jedesmal zwischen 8 Vormittags und 4 Nachmittags verdunkelt wurde, nachdem zuvor durch eine 5tägige, constante Beleuchtung die Tagesperiode aufgehoben war. Unter diesen Umständen rief die erste Verdunklung eine Krümmungsbewegung von 10—30 Grad hervor, die infolge der Verdunklung am 2. Tage auf 15—45 Grad, am 4. Tage auf 40—80 Grad stieg und am 5. Tage 70—100 Grad, d. h. ungefähr diejenige Bewegungsgrösse erreichte, die bei den normalen Schlafbewegungen ausgeführt wird.

Diese Induction und Summation ist natürlich nicht so deutlich oder auch gar nicht zu verfolgen, wenn nach der Eliminirung der Tagesperiode schon die erste Verdunklung die volle nyctinastische Bewegung oder doch eine sehr ansehnliche photonastische Krümmungsreaction verursacht. Jedoch wird bei Acacia lophantha, deren Blättchen durch die erste Verdunklung zum Aneinanderlegen gebracht werden, die Accumulation dadurch bemerklich, dass (nach zuvoriger Eliminirung der Tagesperiode) im Dunkeln als Nachwirkung nur ein 2maliger Hin- und Hergang, nach völliger Induction der Tagesperiode aber ein 4—5maliger Hin- und Hergang stattfindet.

Aus den mitgetheilten Thatsachen geht mit aller Sicherheit hervor, dass die nyctinastische Periodicität, und ebenso ihre Nachschwingungen, durch die photonastischen Reactionen veranlasst und inducirt werden, die sich mit dem Tageswechsel rhythmisch wiederholen. Ebenso ist, wie früher (II, p. 255) dargethan wurde, nicht daran zu zweifeln, dass in analoger Weise die tägliche Periodicität der Zuwachsbewegung und die sich anschliessenden Nachwirkungen zu Stande kommen. Eine derartige photonastische Periodicität muss ja stets erzielt werden, wenn die Zuwachsbewegung oder die Expansionsenergie (bezw. die von dieser abhängige Krümmungsthätigkeit) durch den Beleuchtungswechsel modificirt werden[1]. Zur Erzeugung der Tagesperiode sind also die photonastischen Reactionen unentbehrlich, nicht aber die Nachwirkungen. Diese sind indess von Bedeutung, damit trotz einer geringen, primären photonastischen Reaction eine ansehnliche tägliche Bewegungsamplitude erzielt wird, durch welche der Verlauf der Tagesbewegungen sich auch dann regelmässiger gestaltet, wenn schon der einzelne Lichtwechsel einen ansehnlichen Reactionserfolg hat.

Zur Versinnlichung des Zusammenwirkens dieser Nachschwingungen und der neuen Anstösse kann man immerhin an ein Pendel denken, dessen Schwingungsamplitude ebenfalls durch die fortdauernde Summation der Nachschwingung und des rechtzeitigen neuen Anstosses allmählich erheblich und bis zu einem gewissen Grenzwerth vergrössert werden kann, und das nach dem Sistiren der äusseren Anstösse eine gewisse Zeit mit nachlassender Amplitude in demselben Rhythmus weiterschwingt[2]. Natürlich handelt es sich nur um eine äussere Aehnlichkeit, denn factisch kommen die Nachwirkungen und ebenso die primären

---

1) Vgl. diesen Bd. II, p. 248, 252, wo auch das Zustandekommen rhythmischer Vorgänge allgemein behandelt ist. [Ueber die schwache Nachwirkung rhythmisch wiederholter, geotropischer oder heliotropischer Reizungen vgl. Fr. Darwin und D. Pertz, Annals of Botany 1903, Bd. 17, p. 93.]

2) Pfeffer, l. c. Ich verstehe nicht, wie Schwendener (1897, Gesammelt. Botan. Mittheil. Bd. II, p. 241) darüber in Zweifel sein kann, dass ich den Vergleich mit dem Pendel nur als ein Bild zur äusserlichen Veranschaulichung benutzte.

Reactionen im Organismus durch eine verwickelte physiologische Reaction zu Stande (vgl. II, p. 479). Aber auch ohne dass diese Processe causal aufgeklärt sind, können wir sachgemäss mit den Nachwirkungen als mit empirisch ermittelten Thatsachen rechnen. Da wir ferner erfahrungsgemäss wissen, dass nur gewisse Bewegungs- und anderweitige Reactionen Nachwirkungen zur Folge haben (vgl. II, p. 245, 257), dass diese ferner bei verschiedenartigen Processen und bei differenten Organismen für dieselbe Reaction verschieden ausfallen, so sind auch in Bezug auf die nyctinastischen Nachwirkungen specifische Verschiedenheiten zu erwarten. Thatsächlich wissen wir, dass diese Nachwirkungen bei gewissen Pflanzen längere Zeit anhalten, bei anderen aber nur einen Tag, und zwar auch dann, wenn diese Pflanzen zuvor, unter dem Einfluss des täglichen Beleuchtungswechsels, die ansehnlichsten Schlafbewegungen ausgeführt hatten (II, p. 482). Letztere scheinen in der That bei den Blüthen gewisser Pflanzen keine merklichen Nachwirkungen zu veranlassen, die unter anderm auch bei den ansehnlichen thermonastischen Bewegungen der Blüthen von Crocus und Tulipa fehlen oder sehr gering ausfallen[1]).

Da die Nachwirkungen annähernd das Tempo der vorausgegangenen nyctinastischen Bewegungen einhalten, so ist in der Natur, unter normalen Verhältnissen, im allgemeinen ein förderliches Zusammenwirken der photonastischen und der Nachwirkungs-Bewegungen gesichert (vgl. II, § 101). Zu berücksichtigen ist aber unter anderm, dass die successiven Nachschwingungen nicht so genau isochron ausfallen wie bei einem Pendel, und dass in demselben Organ durch entsprechende Regelung des Beleuchtungswechsels eine photonastische Periodicität und damit eine Nachschwingung inducirt werden kann, deren Rhythmus weniger oder mehr als 24 Stunden beträgt[2]).

Beachtenswerth ist, dass die nyctinastischen Nachwirkungen verhältnissmässig schnell ausklingen, dass sie also nicht erblich geworden sind, obgleich sie unter dem Einfluss des Tageswechsels in einer gewaltigen Zahl aufeinanderfolgender Generationen in demselben Rhythmus wiederholt wurden. Es ist übrigens schon früher (II, p. 245) auf dieses interessante Factum hingewiesen, sowie darauf, dass sich ein analoges Verhalten bei den meisten Nachwirkungen zeigt, und dass empirisch nur in vereinzelten Fällen allmählich eine erbliche Fixirung einer gesetzmässigen aitiogenen Reaction gelungen ist.

Aus den empirischen Erfahrungen ergiebt sich zugleich, dass die hier behandelte tägliche Periodicität nur durch die Ausnutzung der photonastischen Reactionsfähigkeit, also nicht durch die zeitliche Regulation einer inhärenten (erblich überkommenen) Bewegungsthätigkeit zu Stande kommt. Denn das geht daraus hervor, dass bei continuirlicher, constanter Beleuchtung (sofern autonome Bewegungen fehlen) die Krümmungsthätigkeit gänzlich eingestellt wird, während sich die photonastische Reactionsfähigkeit im vollsten Maasse erhält. Dass diese und andere Reactionsfähigkeiten bestehen bleiben, ist, wie die Fortdauer der Entwickelung und der autonomen Krümmungsbewegungen (II, § 79), zugleich ein Beweis

1) Pfeffer, l. c. p. 133; Jost, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 31, p. 349.

2) Vgl. Pfeffer, l. c. p. 39, 43, 53. — Die Reactionszeit lässt natürlich nur eine Verkürzung des Rhythmus bis zu einem specifisch verschiedenen Grad zu. — Ueber die verhältnissmässig langsame Reaction der Zuwachsbewegung bei Schwankungen der Lichtstärke vgl. diesen Bd. II, p. 109.

dafür, dass sich die Pflanze unter den genannten Bedingungen in einem völlig actions- und reactionsfähigen Zustand befindet. Sofern aber die dauernd thätigen autonomen Bewegungen, wie z. B. bei den Blättchen von Oxalis, Trifolium und bei dem Endblatt von Desmodium gyrans, in einem $^3/_4$—4 stündigen Rhythmus vor sich gehen (II, Fig. 35, p. 383), so ist ohne weiteres klar, dass die Tagesbewegungen nicht durch die Regulirung der spontanen Bewegungen erzielt werden, die während der Schlafbewegungen und nach der Eliminirung dieser annähernd in dem früheren Tempo fortdauern[1]). Damit ist natürlich nicht ausgeschlossen, dass in einem anderen Falle ein bestimmter Rhythmus auf der Regulation einer inhärenten Periodicität beruht, wie dieses wenigstens zum Theil bei dem Zustandekommen der Jahresperiode (II, p. 272) und gewisser anderer Vorgänge zutrifft.

Die Ausstattung mit der photonastischen Reactionsfähigkeit fordert natürlich nicht die gleichzeitige Ausbildung von andersgearteten Sensibilitäten (I, p. 14). So ist in vielen Fällen die photonastische Fähigkeit nicht mit einer auffälligen thermonastischen verknüpft (II, § 96). Weiter reagiren die meisten nyctinastischen Organe nicht auf mechanische Anstösse, die aber z. B. bei den Blättern von Mimosa und Oxalis eine Reizbewegung auslösen[2]). Ferner finden sich erhebliche autonome Krümmungsbewegungen wohl bei gewissen Blättern, fehlen aber den meisten schlafthätigen Organen (z. B. den Blättern von Acacia lophantha, Impatiens, Sigesbeckia), während andererseits die lebhaft autonom bewegten Seitenblättchen von Desmodium gyrans (Fig. 57, p. 383) keine merklichen Schlafbewegungen ausführen[3]).

Historisches. Schlafbewegungen einzelner Pflanzen werden schon von Plinius, Albertus Magnus u. s. w. erwähnt, doch wurde erst durch Linné die grössere Verbreitung nyctinastischer Bewegungen bei Blättern und Blüthen bekannt[4]). Bei den ferneren Studien, die sich theilweise mit der Mechanik (vgl. II, § 103, 104), theilweise mit den Ursachen dieser Bewegungen beschäftigten, blieb unentschieden, ob die Tagesperiode durch den täglichen Beleuchtungswechsel (oder Temperaturwechsel) erst geschaffen wird oder durch die Regulation einer erblich überkommenen Periodicität zu Stande kommt. A. P. de Candolle, welcher zunächst die zuerst genannte Annahme für wahrscheinlicher hielt, scheint fernerhin eine erbliche Periodicität angenommen zu haben[5]). Dieser Ansicht schliessen sich auch mehr oder weniger Dutrochet[6]), Sachs[7]), Hofmeister[8]) an, die, so weit mir bekannt, dem Beleuchtungswechsel nur einen regulirenden Einfluss zuschreiben und die Fortdauer der Bewegungen im Dunkeln entweder auf diese erbliche Periodicität oder auf unvollkommenen Lichtabschluss schieben. Durch

1) Pfeffer, l. c. p. 35, 52. Vgl. auch diesen Bd. II, § 79, 81.

2) Umgekehrt führen von den mechanisch reizbaren Organen z. B. die Staubfäden der Cynareen, verschiedene Narben, ferner die Ranken, die Blätter von Dionaea (Munk, Die elektrischen u. Bewegungserscheinungen von Dionaea 1876, p. 101), von Drosera rotundifolia (Kabsch, Bot. Ztg. 1860, p. 247) keine Schlafbewegungen aus.

3) Ch. Darwin, Bewegungsvermögen 1881, p. 308.

4) Näheres über die historische Entwickelung bei Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 30, 163.

5) A. P. de Candolle, Pflanzenphysiol., übers. v. Röper 1835, Bd. 2, p. 640.

6) Dutrochet, Mémoires p. serv. à l'histoire etc. Brüssel 1837, p. 287.

7) Sachs, Flora 1863, p. 469.

8) Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 331.

meine Untersuchungen (1876, l. c.) wurde dann diese Fortdauer als Nachwirkung der inducirten Tagesperiode erkannt, überhaupt die Ursache und die Mechanik der Tagesbewegungen näher festgestellt. So wurde auch constatirt, dass die Tagesbewegungen nicht nur durch den Beleuchtungswechsel, sondern auch in bestimmten Fällen durch den Temperaturwechsel (bezw. durch Combinationen) verursacht werden, den Royer[1]) mit Unrecht als die alleinige Ursache der Schlafbewegungen der Blüthen angesprochen hatte. Aus dem schon Mitgetheilten ergiebt sich auch, dass die Tagesbewegungen nicht, wie Ch. Darwin will, durch die Modification der Circumnutationsbewegungen zu Stande kommen (vgl. II, p. 369), und dass man nicht berechtigt ist, mit diesem Forscher die Nachwirkungsbewegungen als ein Erblichkeitsphänomen anzusprechen (vgl. II, p. 245).

Methodisches. Zur künstlichen Beleuchtung dienten in meinen Versuchen 2 Argandbrenner, deren Strahlen, um die Erwärmung der Pflanze zu vermeiden, eine Wasserschicht zu passiren hatten[2]). Natürlich wird man heute dem Auerlicht oder dem elektrischen Licht den Vorzug geben. Zur Wiederinduction der Periodicität ist aber elektrisches Glühlicht minder geeignet, da dieses Licht verhältnissmässig wenig stark brechbare Strahlen enthält, denen, analog wie bei anderen Wachsthums- und Bewegungsvorgängen, die höchste photonastische Wirkung zukommt[3]). Uebrigens wurde auch während der Mitternachtsonne in Alten (Norwegen) an einigen Pflanzen die Einstellung der Schlafbewegungen beobachtet[4]).

Mit Hilfe der künstlichen Beleuchtung kann man auch die Beleuchtungszeit und damit die Tagstellung der Organe auf die Nachtzeit verlegen und das Zeitmaass der Rhythmik modificiren (vgl. Pfeffer, l. c. p. 40, 55).

Die Versuche im Dunkeln sind nur entscheidend, wenn durch die Lichtentziehung die Actionsfähigkeit nicht ernstlich beeinträchtigt wird (vgl. II, p. 105).

Ueber Messung der Bewegungen vgl. II, p. 387. Ueber Registriren der Bewegungen siehe Baranetzky, Ber. d. bot. Gesellschaft 1899, p. 190; dieses Buch II, p. 24.

§ 99. Thermonastische Krümmungsbewegungen.

Wir sehen hier von der formalen Bedeutung der Wärme, also davon ab, dass die Bewegungsthätigkeit durch die Veränderung der Temperatur beschleunigt und verlangsamt wird (II, § 22, 105), und fassen nur diejenigen Krümmungsbewegungen in das Auge, die bei einer Temperaturveränderung durch eine thermonastische Reaction verursacht werden (II, p. 83).

Eine solche (durch Wachsthum vermittelte) thermonastische Reactionsfähigkeit ist in einem hohen Grade bei verschiedenen Blüthen ausgebildet, die durch Erniedrigung der (infraoptimalen) Temperatur zu einer Schliessungsbewegung, durch Erhöhung der Temperatur zu einer Oeffnungsbewegung veranlasst werden. Besonders empfindlich sind die Blüthen von Crocus vernus, luteus etc. und

---

1) Royer, Annal. d. scienc. naturell. 1868, V. sér., Bd. 9, p. 355. Vgl. Pfeffer, l. c. p. 170.

2) Pfeffer, l. c. p. 31. An dieser Stelle sind auch die Versuche anderer Forscher erwähnt.

3) Vgl. Pfeffer, l. c. p. 67 u. dieses Buch II, p. 120, § 105.

4) Vgl. Schübler, Die Pflanzenwelt Norwegens 1873, p. 88; Botan. Jahresb. 1880, p. 262.

Tulipa Gesneriana, die schon auf eine Wärmeänderung von 0,5 C. merklich reagiren, und die z. B. durch die Erhöhung der Temperatur von 12 auf 22 C. in einigen Minuten aus dem geschlossenen in den geöffneten Zustand übergeführt werden (Fig. 60). Langsamer und schwächer reagiren die Blüthen von Adonis vernalis, Ornithogalum umbellatum, Colchicum autumnale, und noch weniger empfindlich sind die Blüthen von Ranunculus ficaria, Anemone nemorosa, Malope trifida, die aber immerhin auf eine Temperaturveränderung von 5—10 C. mit einer deutlichen Bewegung antworten. Dagegen wird durch eine solche Temperaturänderung bei den Blüthen von Oxalis rosea, Nymphaea alba, Leontodon, Taraxacum u. s. w. nur eine geringe thermonastische Bewegung hervorgerufen[1]).



Fig. 60. Blüthe von Crocus luteus. *A* geschlossen. *B* durch Erhöhung der Temperatur geöffnet.

Die Laubblätter reagiren zumeist nur schwach auf Temperaturschwankungen, die aber z. B. in den Gelenken der Blättchen von Oxalis acetosella, Desmodium gyrans, Averrhoa bilimbi, Mimosa pudica u. s. w. eine merkliche thermonastische Krümmungsbewegung verursachen[2]). Auch ist schon (II, p. 457) erwähnt, dass sich das Blatt von Aldrovandia erst bei genügender Erhöhung der Temperatur öffnet. Ferner wird bei den dorsiventralen Ranken durch Steigerung und durch starke Herabsetzung der Temperatur eine thermonastische Bewegung verursacht, die gleichsinnig mit der thigmonastischen Krümmung (II, § 87) gerichtet ist[3]).

1) Pfeffer, Physiolog. Untersuchung. 1873, p. 194; Periodische Bewegungen 1875, p. 122. Crocus und Tulipa reagiren so schnell, dass man die Bewegung im Projectionsbild direct vorführen kann. Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 731. — Die einfache Beobachtung, dass Erwärmung das Oeffnen der Blüthe einer Anemone beschleunigt, machte schon Cornutus (cit. bei Ray, Historia plantarum 1686, Bd. 1, p. 2). Hofmeister (Flora 1862, p. 516) erzielte dann durch Temperaturschwankungen Bewegungen an der Blüthe der Gartentulpe, und Royer (vgl. II, p. 493) sah Wärme- und Feuchtigkeitsveränderung als die Ursache aller Blüthenbewegungen an. Die wahren Verhältnisse wurden dann durch meine Arbeiten aufgeklärt. Weitere Beispiele von thermonastischen Blüthen z. B. bei Hansgirg, Physiolog. u. Phycophytolog. Untersuch. 1893, p. 27, 64. — Nach Mikosch (Botan. Jahrb. 1878, p. 219) sollen Temperaturschwankungen das Oeffnen und Schliessen der Antheren von Bulbocodium vernum und Alchemilla-Arten verursachen; jedoch muss dahin gestellt bleiben, ob es sich dabei um eine thermonastische Reaction handelt.

2) Pfeffer, Physiol. Untersuch. 1873, p. 65, 78; Periodische Bewegungen 1875, p. 135; Ch. Darwin, Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 283; Jost, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 31, p. 376; Bot. Ztg. 1897, p. 35.

3) C. Correns, Bot. Ztg. 1896, p. 2; D. T. Macdougal, Botan. Centralbl. 1896,

Weiter wird nach Vöchting durch eine genügende Abkühlung eine Senkung gewisser Sprosse von Mimulus Tilingii[1]), sowie der Blüthenstiele von Anemone stellata[2]), nach Lidforss[3]) eine Senkung der Sprosse von Lamium purpureum, Veronica chamaedrys, Chrysanthemum leucanthemum etc. verursacht. Auch wurde schon (II, p. 485) darauf hingewiesen, dass die abendliche Senkung gewisser Blüthen- und Blüthenstandstiele zum Theil auf einer thermonastischen Reaction beruhen dürfte. Auf solche Weise kommt offenbar noch bei vielen anderen Pflanzen die Senkung der Sprosse, Blätter etc. zu Stande, die im Freien bei Erniedrigung der Temperatur bis in die Nähe des Gefrierpunktes beobachtet wird[4]). Jedoch können nur nähere Untersuchungen entscheiden, ob diese Erfolge durch eine thermonastische Reaction, durch Erschlaffung, oder durch andere aitiogene oder autogene Vorgänge erzielt werden. Dasselbe gilt in Bezug auf die Abwärtskrümmung und die plagiotrope Lage, die bei den Sprossen etc. verschiedener Pflanzen im Herbst und im Winter zu beobachten ist[5]). Dabei ist zu beachten, dass sich diese Orientirung zum Theil so langsam einstellt, dass durch den täglichen Wechsel der Temperatur etc. keine auffällige Bewegung hervorgerufen wird (vgl. II, p. 487 in Bezug auf Lichtwechsel).

Aus dem Gesagten geht bereits hervor, dass auch bei thermonastischen Vorgängen zum Theil eine Verschiebung der Gleichgewichtslage eintritt, die z. B. bei den Blüthen von Crocus etc. sehr ansehnlich ausfällt. Auch pflegen die schnell reagirenden Organe bei einem plötzlichen Temperaturwechsel durch die Krümmungsbewegung vorübergehend erheblich über die Gleichgewichtslagen hinausgeführt zu werden. So ist z. B. an den Blüthen von Crocus luteus sehr schön zu verfolgen, dass sich die Perigonzipfel bei einer plötzlichen Temperaturerhöhung transitorisch zurückschlagen (Fig. 60 *B*, p. 494), während sie sich bei der gleichen, aber allmählichen Temperatursteigerung weniger oder kaum über die Gleichgewichtslage bewegen, in der sie bei der gegebenen (constanten) Temperatur verharren.

Nach Entfernung der übrigen Perigonzipfel kann man an dem stehengebliebenen Blüthenhüllzipfel den analogen Reactionsverlauf bei der Schliessungsbewegung verfolgen (vgl. II, p. 480). Die Verschiebung der Gleichgewichtslage mit der Herabsetzung der Temperatur hat zugleich zur Folge, dass in der intacten

---

Bd. 66, p. 145. [H. Fitting, Jahrb. f. wiss. Bot. 1903, Bd. 38, p. 562. Vgl. dieses Buch Bd. II, § 88.]

1) H. Vöchting, Ber. d. bot. Gesellsch. 1898, p. 42. — Ueber die photonastische Reaction dieser Sprosse vgl. II, p. 484.

2) H. Vöchting, Jahrb. f. wiss. Bot. 1890, Bd. 21, p. 285.

3) B. Lidforss, Botan. Centralbl. 1901, Bd. 86, p. 169. [Jahrb. f. wiss. Bot. 1902, Bd. 38, p. 343.] Nach Vöchting (Bot. Ztg. 1902, p. 90, 107) verursacht die Erniedrigung der Temperatur auch eine Senkung der jugendlichen Kartoffeltriebe. — Es ist hier nur der Erfolg des Temperaturwechsels bei Constanz der anderen Bedingungen in das Auge gefasst, also offen gelassen, in wie weit eine geotropische Induction u. s. w. mitbetheiligt ist, vgl. II, § 102, 121.

4) Vgl. dieses Buch Bd. II, p. 75 und die daselbst in Anm. 1 citirte Lit.

5) Vgl. Vöchting, Ber. d. botan. Gesellsch. 1898, p. 50; Warming, Oekologische Pflanzengeographie, übers. von Knoblauch 1896, p. 26; F. Krašan, Engler's botan. Jahrbüch. 1882, p. 185; Lidforss, l. c. Vgl. dieses Buch Bd. II, § 131, 132.

Blüthe die Perigonzipfel dauernd aneinander gepresst bleiben, dass also die Blüthe von Crocus bei einer Temperatur unter 8 C., oder auch schon unter 12 C., ihren ganzen Entwickelungscyclus durchläuft, ohne sich jemals zu öffnen[1]). In Folge der thermonastischen Verschiebung der Gleichgewichtslage pflegen unter andern die Blüthen von Leontodon hastilis, Hieracium vulgatum, Oxalis rosea bei 1—3 C. auch im diffusen Licht geschlossen zu bleiben, während sie sich bei 8—10 C. entfalten, jedoch in einem weit geringeren Maasse, als bei günstigeren Temperaturverhältnissen[2]). Zu den Blüthen, die bei niedriger Temperatur dauernd geschlossen bleiben, gehören unter andern auch diejenigen von Hordeum distichum und einigen anderen Gräsern, sowie die von Spergula salina, und vermuthlich giebt es noch zahlreiche Pflanzen, deren Blüthen zwar keine auffälligen Schlafbewegungen ausführen, aber thermocleistogam sind[3]).

Natürlich kann sich die Fähigkeit zu thermonastischen und photonastischen Bewegungen isolirt oder auch vereint finden (II, p. 482). Letzteres trifft in der That in vielen Fällen zu. Doch ist nicht zu verkennen, dass gewöhnlich diejenigen Organe, welche sehr energisch auf eine Temperaturveränderung reagiren, in einem geringeren Grade photonastisch empfindlich sind und umgekehrt[4]). Demgemäss werden z. B. bei den nur schwach photonastischen Blüthen von Crocus und Tulipa die täglichen Bewegungen wesentlich durch den Gang der Temperatur bestimmt. Wenn also die directe Insolation, wie es oft im Freien geschieht, eine schnelle und weitgehende Oeffnung dieser Blüthen herbeiführt, so wird dieses hauptsächlich durch die erwärmende Kraft der Sonnenstrahlen verursucht, und schon bei einem mässigen Rückgang der Temperatur erfolgt bei den genannten Blüthen eine Schliessungsbewegung selbst dann, wenn gleichzeitig, durch die Zunahme der diffusen Beleuchtung, die entgegengesetzt gerichtete, schwache photonastische Reaction ausgelöst wird.

Da sich aber der tägliche Gang der Temperatur, und somit auch der thermonastischen Bewegungen, viel unregelmässiger gestaltet, als die von dem Beleuchtungswechsel abhängige Periodicität (II, § 96), so hat das Fehlen oder das Zurücktreten von Nachschwingungen bei den Blüthen von Crocus, Tulipa und bei anderen thermonastischen Organen den Vortheil, dass die Bewegungsthätigkeit jederzeit vollständig durch die Temperaturverschiebungen beherrscht wird, und dass demgemäss z. B. Frühlingsblüthen, zu denen die Mehrzahl der stark photonastischen Blüthen gehört, an kalten Tagen dauernd geschlossen bleiben (über die ökologische Bedeutung vgl. II, p. 481).

Ist ein Organ gleichzeitig mit thermonastischer und photonastischer Befähigung ausgerüstet, so wird in den meisten Fällen durch die Abnahme, bezw.

---

1) Pfeffer, Physiol. Untersuch. 1873, p. 189; Period. Beweg. 1875, p. 131; Jost, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 31, p. 352. — Warum durch eine plötzliche Temperaturerhöhung unter Umständen ein gewisses transitorisches Oeffnen erzielt wird, ergiebt sich aus dem Gesagten und ist auch bereits II, p. 480 angedeutet.

2) Pfeffer 1873, l. c. p. 189.

3) Lit. u. Thatsachen, die aber meist der kritischen Prüfung bedürfen, bei Hansgirg, Physiolog. u. Phycophytologische Untersuch. 1893, p. 30, 46, 64; Fritsch, Bot. Ztg. 1852, p. 897. — Vgl. auch dieses Buch II, p. 480, und über Photocleistogamie II, p. 487.

4) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 122.

durch die Zunahme der Temperatur und der Beleuchtung eine gleichsinnig gerichtete Krümmungsbewegung verursacht. Somit werden sich bei der Regulation der Schlafbewegungen gewöhnlich der Einfluss des Temperatur- und des Beleuchtungswechsels unterstützen. Eine Krümmungsreaction kann übrigens in den dorsiventralen Organen aus verschiedenen Gründen zu Stande kommen, auch dann, wenn die Zuwachsbewegung in den einzelnen Geweben, in gewöhnlicher Weise, durch die Erhöhung der (infraoptimalen) Temperatur beschleunigt, durch die Steigerung der Beleuchtung aber in einem geringeren Grade verlangsamt wird[1]. Auch ist es nicht überraschend, dass in gewissen Fällen die besagte Gleichsinnigkeit der thermonastischen und photonastischen Reaction nicht gefunden wird. So bewirkt nach Vöchting[2] bei bestimmten Sprossen von Mimulus Tilingii die Abnahme des Lichtes eine Aufwärtskrümmung, die Abnahme der Temperatur aber eine Abwärtskrümmung, und nach Jost[3] werden bei den Blättchen von Mimosa pudica durch die Verminderung der Temperatur und der Beleuchtung entgegengesetzt gerichtete Bewegungen verursacht.

Die soeben besprochenen Differenzen sind möglich, wenn sich die Temperaturveränderungen unterhalb des Temperaturoptimums bewegen. In wie weit aber bei Erhöhung der Temperatur über das Optimum bei bestimmten Objecten eine Umwendung der thermonastischen Krümmungsbewegungen eintritt, ist, ebenso wie in Bezug auf das Licht (II, p. 488), noch nicht näher untersucht. Jedoch scheint eine solche Umwendung bei den Blüthen von Crocus[4] und vielleicht auch bei den Blättern von Oxalis vorzukommen.

§ 100. Hydronastische Bewegungen.

Durch die Veränderung des Wassergehaltes in der Pflanze werden bekanntlich rein mechanisch (physikalisch) Verschiebungen der Gleichgewichtslage, also Bewegungen verursacht. Denn einmal hat die Verminderung der Biegungsfestigkeit, welche durch die Abnahme des Wassergehaltes und des Turgescenzzustandes bewirkt wird (II, § 17), zur Folge, dass sich die Organe vermöge ihres Eigengewichtes senken, und ferner tritt eine mehr oder minder weitgehende Verschiebung der Gleichgewichtslage ein, wenn sich bei der Verminderung (bezw. bei der Erhöhung) des Turgors die antagonistischen Gewebe eines dorsiventralen Organes in verschiedenem Grade zu verkürzen (bezw. zu verlängern) streben (vgl. II, § 17).

Ausserdem sind der Wassergehalt und die Wasserversorgung (allgemein gesagt, die Wasserverhältnisse oder hydrischen Verhältnisse) physiologische Allgemeinbedingungen, durch deren Veränderung, in analoger Weise wie durch die Veränderung der Temperatur, die Wachsthumsthätigkeit und Reactionsfähigkeit modificirt und, bei geeignetem Bau des Organes, Krümmungsbewegungen

---

1) Vgl. Bd. II, § 25. Ueber die transitorische Wachsthumsbeschleunigung durch die Uebergangsreizung bei plötzlicher Veränderung der Temperatur oder der Beleuchtung siehe II, § 96.

2) Vöchting, Bericht. d. botan. Gesellsch. 1898, p. 39, 45.

3) Jost, Botan. Ztg. 1897, p. 35.

4) Vgl. Pfeffer, Physiol. Untersuchungen 1873, p. 190; Jost, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 31, p. 351, 358.

veranlasst werden, die wir als hydronastische Bewegungen zusammenfassen. Diese sind, ebenso wie die thermo- und photonastischen u. s. w. Bewegungen, physiologische Reactionen, also Reizbewegungen, die durch die Veränderung einer Aussenbedingung veranlasst und durch die physiologische Thätigkeit des Organismus ausgeführt werden. Somit sind diese hydronastischen Vorgänge streng zu unterscheiden von den erwähnten, rein physikalischen Bewegungen, auf die wir nicht einzugehen haben. Es bedarf auch keiner besonderen Auseinandersetzung, dass z. B. durch eine Wasserentziehung zunächst eine rein physikalische Krümmung verursacht und weiter, durch die erzielte Depression des Turgors, eine Veränderung der physiologischen Thätigkeit veranlasst werden kann, die eine hydronastische Bewegung zur Folge hat. Diese behält natürlich ihren physiologischen Charakter, gleichviel ob sie durch Wachsthum vermittelt wird oder als Variationsbewegung auf einer Turgorveränderung beruht, ob sich also der Organismus der selbstthätigen Veränderung des Wachsthums oder des Turgors als Mittel zur Erzielung der Bewegung bedient.

Indem wir sachgemäss unter »Hydronastie« die Gesammtheit der aitionastischen Vorgänge zusammenfassen, welche durch die hydrischen Verhältnisse verursacht werden, so ist (analog wie mit »Thermonastie« u. s. w.) noch nichts Näheres über die Reizbedingungen, die Reizperception u. s. w. vorausgesetzt und ausgesagt. Da wir aber bei der Behandlung der Beeinflussung der Wachsthumsthätigkeit durch die Wasserverhältnisse erfahren haben, dass es sich um verschiedenartige Reizbedingungen handeln kann (II, § 33, 34), so ist mit Sicherheit zu vermuthen, dass analoge Differenzen auch bei den hydronastischen Vorgängen in Frage kommen. Weil sich die vorliegenden Untersuchungen aber im wesentlichen auf die Constatirung einer hydronastischen Reaction beschränken, und zum Theil nicht einmal in genügender Weise die physiologischen und physikalischen Bewegungen auseinanderhalten, so können wir auch nur im allgemeinen über das Vorkommen hydronastischer Krümmungsbewegungen berichten. Ohnehin ist es, wie wir früher sahen, oft recht schwierig zu constatiren, ob in einem gegebenen Falle die Reizbedingungen in der Senkung des Turgors, in den Wasserbewegungen mit oder ohne Transpiration, in der Unterscheidung des flüssigen und festen Aggregatzustandes oder in anderen Verhältnissen und Complicationen zu suchen sind[1]).

Dass thatsächlich die Gleichgewichtslage in vielen Fällen durch eine hydronastische Bewegung verschoben wird, ist von vornherein nicht zu bezweifeln. Denn in einem dorsiventralen Organe wird das Wachsthum der antagonistischen Gewebe sicherlich oft in ungleichem Maasse durch die Veränderung des Turgescenz-

1) Da diese Bewegungen nicht allein durch Turgorveränderungen ausgelöst werden, so dürfte sich als Collectivbegriff »Hydronastie« (ebenso Hydrotropismus II, § 115) mehr empfehlen als »Turgonastie«, eine Bezeichnung, die z. B. Hansgirg (Physiol. u. Phycophytologische Unters. 1893, p. 11) benutzt. Ob es geboten ist, bei weiterer causaler Aufklärung dieser hydronastischen Vorgänge, Spezialbezeichnungen zu schaffen, und ob man dann einen der Specialfälle vortheilhaft als Turgonastie bezeichnen wird, muss die Zukunft entscheiden. Jedenfalls scheint es zweckmässig, die Bezeichnung »Nastie« und »Tropismus« für physiologische Vorgänge zu reserviren (vgl. Bd. II, p. 83). Man kommt ja auch vollkommen aus, wenn man die nicht physiologischen Bewegungen als »physikalische« bezeichnet, die weiter durch Turgor, Hygroskopicität etc. vermittelt sein können (II, § 106).

zustandes beeinflusst, durch den ja die Zuwachsbewegung in einem erheblichen und specifisch verschiedenen Grade modificirt wird (II, p. 115, § 33, 34). Offenbar wird also zum guten Theil durch Hydronastie bewirkt, dass sich die Lage (die Krümmung) vieler Laub- und Blumenblätter merklich und zuweilen erheblich ändert, wenn die Pflanze reichlich begossen oder aus trockener in dampfgesättigte Luft gebracht wird. Denn die Thatsache, dass die veränderte Lage an den fortwachsenden Blättern bewahrt und ausgebildet wird, beweist, dass es sich um einen physiologischen Gleichgewichtszustand und nicht um eine rein physikalische Turgorbewegung handelt.

Ohne Frage wurden auch die Lageänderungen, welche C. Kraus[1]), Wiesner[2]), Hansgirg[3]) u. A. nach der Veränderung des Turgescenzzustandes (der hydrischen Aussenbedingungen) an Laub- und Blumenblättern beobachteten, zum guten Theil durch eine hydronastische Bewegung bewirkt. Da aber in diesen Versuchen die übrigen Aussenbedingungen öfters nicht constant erhalten, und da ferner die physikalischen Turgorbewegungen, sowie die Veränderung der physiologischen Reactionsfähigkeit mit dem Turgescenzzustand nicht genügend berücksichtigt wurden, so sind die Experimente nicht einwandsfrei und vermögen die Wirkungsgrösse der Hydronastie nicht exact zu kennzeichnen. Immerhin ist aus den Versuchen von C. Kraus zu entnehmen, dass bei den Laubblättern verschiedener Pflanzen die hydronastische Gleichgewichtslage durch eine ansehnliche Steigerung oder Verminderung des Turgescenzzustandes erheblich modificirt wird. Ein analoges Verhalten der Blüthen ist besonders aus den Experimenten von Wiesner und Hansgirg zu ersehen, nach denen z. B. die Blüthen von Anagallis coerulea, Gentiana amarella (Wiesner) in dampfgesättigter Luft, die Blüthen von Stellaria media, Holosteum umbellatum unter Wasser (Hansgirg) sich selbst dann schliessen und geschlossen bleiben, wenn die besten Beleuchtungsverhältnisse geboten sind[4]).

Da uns in der Natur immer die Resultante aus dem Zusammenwirken verschiedener variabler Factoren entgegentritt, so ist nicht ohne weiteres zu sagen, in wie weit hydronastische Wirkungen bei der Ausbildung der verschiedenen fixen Blattlagen betheiligt sind, welche sich an trocknen und feuchten Standorten ausbilden[5]). Jedenfalls spielen aber hydronastische Bewegungen der Regel nach keine hervorragende und entscheidende Rolle bei der Erzeugung der bisher besprochenen, täglichen Bewegungen der Laubblätter und Blüthen, die in erster Linie durch Licht- oder durch Temperaturschwankungen verursacht werden. Es gilt dieses auch für die Mehrzahl der sogenannten meteorischen Blüthen, die unter dem Einfluss des täglichen Beleuchtungs- oder Temperaturwechsels selbst dann ihre periodischen Bewegungen fortsetzen, wenn sie sich in dampf-

1) C. Kraus, Flora 1879, p. 11.

2) J. Wiesner, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1882, Bd. 86, Abth. I, p. 212.

3) A. Hansgirg, Physiol. u. Phycophytol. Untersuch. 1893, p. 32, 42, 48.

4) Nach den genannten Autoren (vgl. auch L. Planchon, Bullet. d. l. société botan. d. France 1896, Bd. 43) giebt es auch Blüthen, die sich bei Abnahme der Turgescenz schliessen, und es scheint, dass gewisse Blüthen, die bei normaler Turgescenz geöffnet sind, sowohl bei Zunahme, als bei Abnahme des Wassergehaltes eine hydronastische Schliessungsbewegung ausführen.

5) Vgl. z. B. K. O. E. Stenström, Flora 1895, p. 132.

gesättigter Luft oder unter Wasser, also dauernd im höchsten Turgescenzzustand, befinden. Dass solche Blüthen und Blätter öfters bei zunehmender Bewölkung, also auch bei dem Herannahen von Regen, frühzeitig eine Schliessungsbewegung ausführen, erklärt sich daraus, dass unter solchen Umständen einmal eine photonastische (oder thermonastische) Reizung eintritt, und dass ferner mit der Verminderung der Transpiration der Turgescenzzustand der Pflanze gesteigert und damit die Ausführung der angestrebten (aus neuer Reizung und Nachwirkung resultirenden) Reaction beschleunigt wird (vgl. II, § 101)[1]. Ob es auch, was sehr wohl möglich ist, Pflanzen giebt, die so schnell und ausgiebig reagiren, dass durch den normalen täglichen Wechsel des Turgescenzzustandes in der Pflanze eine ansehnliche, hydronastische, tägliche Krümmungsbewegung hervorgerufen wird, ist noch nicht untersucht.

Aus den Arbeiten von C. Kraus, Wiesner, Hansgirg (l. c.) ist auch zu ersehen, dass in manchen Fällen schon durch eine mässige Veränderung des Turgescenzzustandes eine ansehnliche physikalische Krümmungsbewegung verursacht wird, die sich in dem Schliessen oder Oeffnen von Blüthen, oder in der Hebung oder Senkung von Laubblättern u. s. w. kundgiebt. Wir haben indess auf diese Bewegungen, die schon ohne Erschlaffen (Welken) eintreten, ebensowenig einzugehen, wie auf die Folgen einer weitergehenden Wasserentziehung, durch welche in gewissen Fällen u. a. eine ökologisch bedeutungsvolle Reduction der Oberfläche durch Faltung oder Einrollung der Blätter bewirkt wird[2]. Natürlich kann durch den täglichen Gang der Transpiration auch eine tägliche Periodicität der Turgescenz und der von dieser abhängigen, physikalischen Bewegungen erzielt werden (vgl. I, p. 232; II, p. 74). Auch ist es klar, dass, mit oder ohne Verschiebung der endlichen Gleichgewichtslage, transitorische Oscillationen entstehen, wenn bei plötzlicher Wasserzufuhr (bezw. nach dem Einlegen in eine Salzlösung) die Zunahme (bezw. die Abnahme) des Turgors in den beiden antagonistischen Geweben nicht gleichzeitig beginnt oder einen zeitlich verschiedenen Verlauf nimmt[3].

Die physikalischen Bewegungen sind aus gleichen Gründen wie in wachsenden Organen auch in ausgewachsenen Bewegungsgelenken möglich, in denen allerdings bei vielen Pflanzen die Gleichgewichtslage, wenigstens durch einen geringen Wasserverlust, nicht ansehnlich modificirt wird. Grösser fällt diese Verschiebung u. a. bei einer gewissen Form von Porliera hygrometrica[4] aus, bei welcher Wassermangel ein mehr oder weniger weitgehendes Zusammenlegen der Blättchen bewirkt.

---

1) Vgl. Pfeffer, Physiol. Untersuch. 1873, p. 188; Periodische Beweg. 1875, p. 137 u. die an diesen Stellen cit. Lit.; C. Kraus, l. c. p. 35; F. W. Oliver, Bot. Centralbl. 1891, Bd. 45, p. 52; Hansgirg, l. c. p. 40, 122.

2) Siehe z. B. F. Ludwig, Biologie d. Pflanzen 1895, p. 194; Tschirch, Jahrb. f. wiss. Bot. 1882, Bd. 13, p. 544.

3) Vgl. Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 137.

4) Ch. Darwin, Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 285, 352. Die widersprechenden Angaben über den Einfluss von Feuchtigkeit auf die Blättchenbewegung bei Porliera finden ihre Erklärung darin, dass eine ungleich starke Wasserentziehung angewandt wurde, und dass gewisse Formen dieser Pflanze stärker reagiren. In jüngerer Zeit haben G. Paoletti (Nuovo giornale botanico italiano 1892, Bd. 24, p. 65) und E. Pantanelli (Studi d'anatom. et fisiolog. sui pulvini motori 1901, p. 258) bestätigt, dass die täglichen Schlafbewegungen in gewöhnlicher Weise durch den Lichtwechsel hervorgerufen werden.

Durch die Fortdauer der Tagesbewegungen unter Wasser wird auch dann erwiesen, dass jene nicht hydronastischen Ursprungs sind, wenn die submerse Pflanze mit der Zeit ihre Bewegungs- und Reactionsfähigkeit verliert[1]). Jedoch ist schon früher (II, § 33, 34) hervorgehoben, dass sich die submerse Pflanze, gegenüber einer in dampfgesättigter Luft gehaltenen Pflanze, in besonderen Aussenbedingungen befindet, durch die in manchen Fällen die Wachsthums- und Bildungsthätigkeit sogar in sehr hohem Maasse modificirt wird. Es ist also wohl möglich, dass sich, wie es scheint, gewisse Blüthen, die unter Wasser geschlossen bleiben, in dampfgesättigter Luft öffnen (vgl. Hansgirg l. c.), obgleich sie in dieser den maximalen Turgescenzzustand bewahren, und dass die Blätter von Callitriche u. s. w. unter beiden Bedingungen eine verschiedene Gleichgewichtslage annehmen[2]).

§ 101. Combinationserfolge.

Aus dem Vorstehenden (II, § 96—100) ergiebt sich, dass nyctinastische Bewegungen durch den täglichen Wechsel der Beleuchtung, der Temperatur und auch der Feuchtigkeit (des Turgescenzzustandes) entstehen können und verursacht werden. Aber selbst dann, wenn z. B. die Tagesbewegung der Hauptsache nach durch den täglichen Beleuchtungswechsel bestimmt und regulirt wird, üben doch die täglichen Veränderungen der übrigen Aussenbedingungen, vornehmlich also der Wechsel der Temperatur und der Hydrometeore (der Turgorverhältnisse), stets einen gewissen und unter Umständen einen ansehnlichen Einfluss auf den näheren Verlauf der physiologischen Tagesperiode aus. Denn einmal werden durch diese Factoren die Reactions- und Actionsfähigkeit der Pflanze modificirt (II, § 20), und ausserdem können thermonastische und hydronastische Reactionen ausgelöst werden, welche sich mit der photonastischen Tagesperiode combiniren. Ferner kommen die inducirten Nachschwingungen als Bewegungen in Betracht, die in einem bestimmten Rhythmus und mit einer gewissen Energie angestrebt werden[3]).

Wir müssen uns aber mit dem Hinweis auf einige Combinationen beschränken, die unter den in der Natur gebotenen Verhältnissen vorkommen. Um indess an einfache Verhältnisse anzuknüpfen, setzen wir zunächst voraus, dass nur die Beleuchtung in der normalen (täglichen) Periodicität variirt, die übrigen Aussenbedingungen aber constant bleiben.

Unter diesen Umständen werden, wie dargethan ist (II, § 98), die Tagesbewegungen durch das Zusammengreifen der täglichen photonastischen Wirkungen und der Nachschwingungen bestimmt und regulirt, die sich, wenigstens in der

---

1) Die Benachtheiligung wird, wenigstens theilweise, durch ungenügende Sauerstoffzufuhr, durch Sistirung der Transpiration etc. verursacht (vgl. Bd. II, p. 141). Schon deshalb ist es zu verstehen, dass durch Injection der Intercellularräume mit Wasser die Bewegungsthätigkeit erheblich beeinträchtigt oder ganz gehemmt wird. Pfeffer, Physiol. Untersuch. 1873, p. 75, 98, 188.

2) Frank, Cohn's Beiträge z. Biologie 1872, Bd. I, Heft 2, p. 80.

3) So lange die Nachschwingungen vorhanden sind, wirken sie im Princip wie autonome Bewegungen (II, p. 491), auf die wir bei Betrachtung dieser Combinationen nicht weiter eingehen.

Hauptsache, gegenseitig unterstützen, weil sich täglich der Gang der Beleuchtung in einem ähnlichen Rhythmus wiederholt und weil die Nachschwingungen annähernd den Rhythmus der vorausgegangenen Tagesbewegungen einhalten. Durch die tägliche Wiederholung der photonastischen Wirkungen wird somit die Morgen- und Abendbewegung (die wir auch Oeffnungs- und Schliessungsbewegung nennen wollen) umsomehr über das schon von den Nachschwingungen angestrebte Maass getrieben, je geringer diese ausfallen, und je ansehnlicher die Pflanze auf den Lichtwechsel reagirt[1]). Da die Nachschwingungen in Oscillationen um die Gleichgewichtslage bestehen, so ist durch diese, sowie durch den Gang der photonastischen Reaction (II, p. 476, 486), zugleich für eine rückgängige Bewegung gesorgt. Von dem zeitlichen Verlauf der Nachschwingung und der photonastischen Reaction hängt es auch ab, wie schon (II, p. 258) in Bezug auf die Tagesperiode der Zuwachsbewegung erörtert wurde, ob das Maximum (der Wendepunkt) der Morgen- und Abendbewegung bald nach Sonnenaufgang und Sonnenuntergang oder in späteren Tag- und Nachtstunden eintritt, und ob z. B. das Oeffnen und Schliessen der Blüthen früher oder später begonnen und vollendet wird.

Da ferner an trüben Tagen die photonastische Wirkung am Morgen und am Abend schwächer ausfällt, so wird unter solchen Umständen die Amplitude der Tagesbewegung besonders dann stark reducirt, wenn bei der Erzeugung dieser die photonastischen Wirkungen mehr leisten, als die Nachschwingungen. Auch ergiebt sich aus dem Gesagten und dem Folgenden ohne weiteres, dass eine Pflanze, die am Morgen ins Dunkle kam, am Abend eine minder ausgiebige Schliessungsbewegung ausführt (bezw. sich später schliesst), als eine Pflanze, die Tags beleuchtet war und Abends eine kräftige photonastische Wirkung erfährt[2]).

Da aber die Pflanze jederzeit reactionsfähig ist (vgl. II, p. 489), so werden, besonders bei stark photonastisch reagirenden Objecten, durch die Lichtschwankungen am Tage zahlreiche und zuweilen ansehnliche, secundäre Oscillationen hervorgerufen. Eine Verdunklung hat indess am Nachmittag einen stärkeren Erfolg, als am Morgen, weil im ersteren Falle die photonastische Wirkung und die begonnene oder doch in Vorbereitung begriffene Nachschwingung gleichsinnig zusammengreifen. Wird aber die Verdunklung früh am Morgen ausgeführt, so kann es sich bei den ansehnliche Schlafbewegungen ausführenden, aber schwächer photonastisch reagirenden Objecten ereignen, dass die noch im Gange befindliche Oeffnungsbewegung nur vorübergehend verlangsamt oder wiederum aufgenommen wird, nachdem durch die photonastische Wirkung für einige Zeit eine umgekehrt gerichtete Bewegung hervorgerufen worden war[3]). Analog

1) Die angestrebten Bewegungen können natürlich nicht ausgeführt werden, wenn durch Anpressen (Schliessen) eine mechanische Hemmung geschaffen wird. Vgl. II, p. 486.

2) Diesen und ähnlichen Consequenzen, die sich aus den Darlegungen in meinen »Periodischen Bewegungen 1875« ohne weiteres ergeben, und die z. Th. auch direct ausgesprochen wurden, ist in den Interpretationen Oltmanns (Bot. Zeitung 1895, p. 44. 40), in Bezug auf das Schliessen und Oeffnen der Blüthen, nicht immer in gebührender Weise Rechnung getragen.

3) Pfeffer, l. c. p. 71. — Desshalb werden z. B. durch ein aufsteigendes Gewitter die Blätter und Blüthen verschiedener Pflanzen am Nachmittag zum Schliessen gebracht, bei denen am Morgen eine gleichstarke Verdunklung nur eine mässige

wirkt während der abendlichen Schliessungsbewegung die Erhellung, durch die es bei den stark photonastisch reagirenden Pflanzen (Mimosa, Acacia u. s. w. II. p. 489) besonders dann gelingt, die Blätter nochmals in die Tagstellung zurückzuführen, wenn die Pflanze, in Folge des trüben Wetters, am Abend eine mässige photonastische Reizung erfuhr[1]). Wird aber die bisher dem gewöhnlichen Tageswechsel ausgesetzte Pflanze in der Folgezeit während der Nacht beleuchtet und am Tage verdunkelt, so wird schneller oder langsamer, und nach einigen Unregelmässigkeiten, der dem neuen Beleuchtungswechsel entsprechende Rhythmus geschaffen und inducirt (Pfeffer, l. c. p. 72), der, wie früher (II, p. 490) bemerkt, auch länger oder kürzer als 24 Stunden dauern kann.

Da der Uebergang in den, den neuen Bedingungen entsprechenden Gleichgewichtszustand, nicht augenblicklich stattfindet, so kann selbstverständlich die bei Lichtabschluss gehaltene Pflanze auf eine Verdunklung erst ansehnlich reagiren, nachdem sie eine gewisse Zeit am Licht verweilt hat, nachdem also, wie man auch sagen darf, durch die Beleuchtung die Befähigung zu der photonastischen Reaction wiederhergestellt ist. Bei Acacia lophanta und Impatiens noli tangere kommt übrigens schon nach 5—10 Minuten Beleuchtung eine schwache, nach 1/2 bis 1 stündiger Beleuchtung anscheinend die maximale photonastische Reaction der Blätter zu Stande[2]), die, soweit die Beobachtungen ein Urtheil gestatten, durch den Aufenthalt in continuirlicher Beleuchtung nicht gesteigert wird (II, p. 489). Jedoch ist noch nicht entschieden, ob sich etwa die photonastische Reactionsfähigkeit in Folge der Induction der Nachwirkungsbewegungen verändert. Eine derartige Variation ist nicht ausgeschlossen, da die Reactionsfähigkeit vielfach durch eine anderweitige Inanspruchnahme modificirt wird. Doch scheint das Zusammenwirken der Nachwirkungsbewegungen und der erneuerten photonastischen Reactionen auszureichen, um die gesteigerte Wirkung einer Verdunklung am Nachmittage (II, p. 502) zu erklären. Uebrigens handelt es sich bei diesem und anderen physiologischen Zusammenwirken nicht um eine einfache, mechanische Summirung der einzelnen Reactionen (II, p. 362).

Auf Schwellenwerth, Latenzzeit, Verlauf der Reactionscurve etc. brauchen wir nicht speciell einzugehen, da sich das Wesentliche aus den allgemeinen

---

Schliessungsbewegung hervorruft. Vgl. Pfeffer, Physiol. Untersuch. 1873, p. 201. — Ueber sog. meteorische Blüthen siehe diesen Band p. 499.

1) Dieses Entgegenarbeiten der photonastischen und Nachwirkungsbewegungen benutzte ich (Pfeffer 1875, l. c. p. 35, 71), um schneller eine Eliminirung der Tagesbewegungen bei continuirlicher Beleuchtung zu erzielen.

2) Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 57. Analoges gilt natürlich auch, wenn eine thermonastische Reaction hervorgerufen wird, indem die Pflanze transitorisch erwärmt (oder abgekühlt) und dann wieder auf die frühere Temperatur zurückgebracht wird. Da es sich in allen diesen Fällen um Reizreactionen handelt, so kommen für die Ausgiebigkeit der Reaction auch stets die sensorischen Processe in Betracht. Doch ist es klar, dass bei einem Gelenke die maximale Bewegung erst dann eintreten kann, wenn durch die allmähliche Senkung des Turgors im Licht die mechanische Befähigung zu der maximalen Reaction hergestellt ist (vgl. II, § 104). Wenn nun auch bei den Reactionsbewegungen die Wachsthumsthätigkeit als mechanisches Mittel zur Ausführung der Bewegungen dauernd zur Verfügung steht, so ist doch wohl möglich, dass, wie in vielen Fällen, nach einer energischen Inanspruchnahme eine gewisse Ermüdung eintritt, wie das in der That der Fall zu sein scheint, wenn man z. B. die Blüthen von Crocus wiederholt thermonastische Bewegungen ausführen lässt (Pfeffer, Physiol. Untersuch. 1873, p. 182).

Erörterungen in diesem Bande p. 363 und aus den in diesem Abschnitt mitgetheilten Thatsachen ableiten lässt. Ebenso ist schon ohne specielle Untersuchungen zu erkennen, dass die photonastische und thermonastische Reactionsgrösse mit der Steigerung des Reizanstosses zunimmt, dass aber, bei erhöhter Inanspruchnahme des Organismus durch Licht oder Temperatur, zur Erzielung desselben physiologischen Effectes ein grösserer, absoluter Reizzuwachs nothwendig ist[1]). Auch ist bereits (II, p. 476, 486) besprochen, welche Rolle bei den uns hier beschäftigenden Reactionen die Uebergangsreizung spielt, und dass die von dieser abhängigen transitorischen Oscillationen noch bei ziemlich langsamer Veränderung der Beleuchtung und der Temperatur zu Stande kommen.

Noch nicht genügend untersucht ist, ob durch die Zunahme von Licht, Temperatur u. s. w. immer derselbe (der umgekehrte) physiologische Effect erzielt wird, wie durch die gleichstarke und gleichschnelle Abnahme dieser Factoren. Allerdings hat z. B. die Erhellung nur eine geringe Hebung des Blattes von Impatiens noli tangere zur Folge, während die nach einiger Zeit vorgenommene Verdunklung eine sehr ansehnliche Senkung verursacht[2]). Indess sind diese und ähnliche Erfahrungen schon desshalb nicht völlig entscheidend, weil das Blatt sich bei gleichstarker Auslösung nach einer Seite schwächer krümmen wird, wenn es in dieser Richtung zu Beginn des Versuches bereits durch Krümmung in Anspruch genommen, also über die Gleichgewichtslage hinaus gekrümmt war. Jedenfalls ist es aber sehr wohl möglich, dass Zunahme und Abnahme der Temperatur oder des Lichtes, besonders bei transitorischer Reizung (II, § 103), einen quantitativ oder auch qualitativ verschiedenen Effect ausüben. Thatsächlich ist auch die Empfindung, welche in uns der Uebergang aus dem Dunkeln in intensives Licht verursacht, verschieden von derjenigen Empfindung, welche der umgekehrte Wechsel hervorruft. Auch werden wir noch erfahren (II, § 142), dass gewisse Mikroorganismen auf die Zunahme und Abnahme von Licht etc. verschieden reagiren. Weiter wird z. B. bei Mimosa pudica durch den Beginn, aber nicht durch die Sistirung von intermittirenden Stosswirkungen eine Reizbewegung ausgelöst (II, p. 443), und manche Organismen vermögen sich an eine plötzliche Steigerung der Concentration der umgebenden Flüssigkeit zu accommodiren, während die analoge Verminderung der Concentration ein Zerplatzen verursacht (II, p. 138, 329)[3]).

Uebrigens sind viele chemische Processe, die durch Erhöhung der Temperatur oder der Beleuchtung eingeleitet werden, nicht reversibel. Auch würde es nicht schwer sein, einen Apparat so zu construiren, dass zwei ungleich schnell reagirende Metallthermometer bei Erhöhung der Temperatur transitorisch einen Contact herstellen und hierdurch eine elektrische Auslösung besorgen, während Contact und Auslösung unterbleiben, wenn die Thermometer nach der Erniedrigung der Temperatur in die entsprechende Gleichgewichtslage zurückkehren. Ferner wird z. B. bei einer Standuhr durch die normale, aber nicht durch die inverse Drehung des Zeigers das Schlagwerk ausgelöst.

---

1) Vgl. Bd. II, p. 365; Periodische Bewegung. 1875, p. 130.

2) In Bezug auf die ungleiche Wachsthumsbeschleunigung bei Abnahme und Zunahme von Licht und Temperatur vgl. II, § 96.

3) Aus dem hier und früher Gesagten geht hervor, dass der schnelle Wechsel anders wirken kann, als der langsame Uebergang. — Erwähnt sei noch, dass nach Correns (Bot. Zeitung 1896, p. 13) bei Ranken die Temperaturzunahme eine stärkere thermonastische Krümmung veranlasst, als die gleichstarke Temperaturabnahme.

Da bei den Pflanzen, welche Schlafbewegungen ausführen, die Abnahme bezw. die Zunahme der Beleuchtung und Temperatur gleichsinnig gerichtete Bewegungen zu veranlassen pflegen (II, p. 496), so werden sich bei dem normalen täglichen Verlaufe der Beleuchtungs- und Temperaturkurve die photonastischen und thermonastischen Reactionen in der Regel unterstützen. Jedoch werden die Tagesbewegungen, je nach dem specifischen Reactionsvermögen der Organe, theilweise von dem Lichtwechsel, theilweise von dem Temperaturwechsel oder auch gleichzeitig von beiden beherrscht (II, p. 496). Demgemäss genügt bei den vorwiegend thermonastischen Blüthen von Crocus und Tulipa schon eine geringe Temperatursteigerung, um das durch eine Verdunklung inducirte, entgegengesetzte Bewegungsstreben zu überwinden, während die im Gang befindliche, tägliche Oeffnungsbewegung der vorwiegend photonastischen Blüthen von Nymphaea alba, Oxalis rosea, Leontodon hastilis, Taraxacum officinale selbst durch eine ansehnliche Temperaturerniedrigung nicht umgewendet wird[1]).

Ferner ist die Reactions- und Actionsfähigkeit in allen Fällen von dem Ausmaass der Temperatur abhängig (II, § 20), die zudem vielfach eine ansehnliche Verschiebung der Gleichgewichtslage verursacht. Dieserhalb bleiben in niedriger Temperatur viele thermonastische Blüthen geschlossen (II, p. 480, 496). Aber auch verschiedene photonastische Blüthen öffnen sich in tiefer Temperatur (1—3 C.) nicht oder nur wenig und werden durch Erhellung nur zu einer geringen, bleibenden oder transitorischen Oeffnungsbewegung veranlasst (II, p. 480, 496). In welcher Weise bei diesen Vorgängen die transitorischen Oscillationen betheiligt sind, wurde bereits (II, p. 480) erörtert. Auch ist es einleuchtend, dass manche Blüthen bei bestimmten Combinationen der Aussenbedingungen sich am Tage nur auf kurze Zeit öffnen, während sie unter normalen Verhältnissen frühzeitig aufblühen und sich erst gegen Abend schliessen[2]). Ferner ist es nach dem Gesagten verständlich, warum z. B. die Blüthen von Leontodon hastilis, Taraxacum officinale u. s. w. sich am Tage nicht oder nur wenig öffnen, wenn sie während der Nacht, sowie am folgenden Tage bei 3—4 C. gehalten, und erst am Abend, ohne Mithilfe der Beleuchtung, durch Erhöhung der Temperatur auf 22 C., zur Oeffnung gebracht werden[3]). Uebrigens kommt unter solchen Umständen auch in Betracht, dass durch die Erhöhung der Temperatur die inducirten (angestrebten) Bewegungen activirt werden, deren Realisirung durch die tiefe Temperatur zurückgehalten wurde.

Schon diese Verhältnisse, sowie die Beeinflussung der Reactions- und Actionsfähigkeit durch den Turgescenzzustand (II, § 100) bringen es mit sich, dass der Rhythmus der Schlafbewegungen stets eine gewisse und zuweilen eine erhebliche Modification erfährt, und dass sich die Oeffnungs- und Schliessungszeit der Blüthen mit der Länge der Tage verschiebt und ausserdem durch die Combination der anderen Aussenfactoren zuweilen ansehnlich verändert wird[4]).

---

1) Pfeffer, Physiol. Untersuchung. 1873, p. 195, 206; Periodische Bewegung. 1875, p. 133.

2) Vgl. Oltmanns, Bot. Ztg. 1895, p. 31, 50, bei dem indess das Zustandekommen des Frühschliessens einseitig interpretirt ist. Vgl. II, p. 502 Anmerkung.

3) Pfeffer, Physiol. Untersuch. 1873, p. 197.

4) Ueber Oeffnungs- und Schliessungszeiten (Blumenuhr) vgl. z. B. Kerner, Pflanzenleben 1891, Bd. 2, p. 211; A. Burgerstein, Ueber die nyctitropischen Bewegungen der Perianthien 1887, p. 39; Oesterreich. Botan. Zeitung 1901, Nr. 1.

§ 102. Combinationserfolge. Fortsetzung.

Die Veränderungen der Beleuchtung, der Temperatur u. s. w. sind immer nur der äussere Anstoss für die Krümmungsbewegung, deren Einleitung und Verlauf in jedem Falle von der Reactions- und Actionsfähigkeit des Organismus abhängt (I, § 3, II, § 20, 21). Somit ist, wie früher (II, 478) betont wurde, schon die einfachste photonastische oder thermonastische Bewegung eine Combinationsbewegung, d. h. die Resultante aus verwickelten Processen, zu denen die Gesammtheit der Reactionen und Gegenreactionen zählt, welche durch die ausgelöste Action und die Inanspruchnahme erweckt und regulirt werden. Zu den durch die Thätigkeit geschaffenen und mitwirkenden Factoren gehören also u. a. auch der mechanische Widerstand und die Reizwirkungen, welche aus der Realisirung der Einkrümmung resultiren und die mit dem Fortschreiten dieser Krümmung veränderlich sind, sowie ferner die Modification der geotropischen Reizwirkung durch die Lagenänderung des sich bewegenden Organes. Mit der Lagenänderung wird zugleich die mechanische Inanspruchnahme in der Krümmungszone modificirt, da das statische Moment des Blattes abnimmt, wenn dieses z. B. aus der horizontalen in eine aufwärts oder abwärts gerichtete Stellung gebracht wird. Einen gewissen Einfluss muss auch diese mechanische Wirkung auf den Verlauf der Bewegung haben, für die es ferner nicht ganz gleichgiltig sein kann, dass während der Hebung des Blattes eine grössere Arbeit zu leisten ist, als während der Senkung.

In der Regel ist aber die Bewegungsenergie so ansehnlich, dass die aus dem Gewicht des Blattes entspringende, mechanische Inanspruchnahme nicht oder doch nicht wesentlich in Betracht kommt[1]). Bei Mimosa pudica hängt es jedoch mit der abendlichen Stellungsänderung der secundären Blattstiele (die sich am Abend nach vorn bewegen)[2]) und der hierdurch erzielten Erhöhung des statischen Momentes zusammen, dass sich der primäre Blattstiel am Abend ansehnlich senkt und sich erst im Verlaufe der Nacht über die Tagstellung erhebt, obgleich während des Tages eine Verdunklung sogleich eine aufsteigende photonastische Bewegung verursacht[3]). Denn dass diese abendliche Senkung aus dem Zusammenwirken der photonastischen Wirkungen am Abend und der besagten Bewegung der secundären Blattstiele resultirt, ergiebt sich daraus, dass die abendliche Senkung des primären Blattstieles allmählich aufhört, wenn man die Stellungsänderung der secundären Blattstiele durch geeignetes Festbinden verhindert. Nunmehr ist dann die Abendbewegung des

1) Vgl. diesen Bd. II, § 128, und Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 144.

2) Eine habituell ähnliche Lagenänderung tritt auch bei der mechanischen Reizbewegung von Mimosa ein, so dass in Fig. 48 (p. 433) das gereizte Blatt B sowohl die abendliche Senkung des Hauptblattstiels, als auch die Vorwärtsbewegung der secundären Blattstiele veranschaulichen kann.

3) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 73. Der normale Gang der Tagesbewegungen ist ausführlich verfolgt von Millardet, Nouvell. Recherch. s. l. périodicité d. l. tension 1869 (Sep. a. Mémoir. d. l. soc. d. scienc. naturell. d. Strasbourg Bd. 6).

primären Blattstieles, wie es bei anderen Pflanzen die Regel ist, von Anfang an gleichsinnig mit der durch eine Verdunklung ausgelösten Bewegung gerichtet. Werden aber die fixirten secundären Blattstiele wiederum in Freiheit gesetzt, so tritt mit der Schlafbewegung derselben schon am ersten Abend eine gewisse Senkung ein, die in den folgenden Tagen successive zunimmt und nach 5—10 Tagen die frühere (normale) Amplitude erreicht. Die Senkung am Abend wird also durch das Zusammengreifen der abendlichen photonastischen Reaction und der aus der Bewegung der secundären Blattstiele entspringenden Wirkungen, sowie aus der Combination mit den sich anschliessenden Nachschwingungen erzielt. In Folge der inducirten Nachschwingungen hört die abendliche Senkung des Hauptblattstieles nach Befestigung der secundären Blattstiele aber nur allmählich auf und war z. B. in meinen Versuchen erst nach 8 oder auch erst nach 14 Tagen nicht mehr zu erkennen[1]).

Ist somit empirisch der Zusammenhang zwischen der Bewegung der secundären Blattstiele und der abendlichen Senkung des Hauptblattstieles festgestellt, so fragt es sich, in welcher Weise dieses Verhalten damit zusammenhängt, dass durch die Stellungsänderung der secundären Blattstiele das statische Moment erheblich, zuweilen um mehr als die Hälfte, vermehrt wird. Thatsächlich hat die (plötzliche) Mehrbelastung eine merkliche Senkung des Hauptblattstieles zur Folge, doch ergiebt sich schon aus der allmählichen Induction und den Nachwirkungen, dass der besprochene Erfolg durch eine complexe, physiologische Reaction zu Stande kommt. Zunächst wird man aber geneigt sein, die allmähliche Steigerung der Belastung als die veranlassende Ursache anzusprechen. Jedoch wird diese Interpretation erst dann völlig sichergestellt sein, wenn erwiesen ist, dass die nyctinastische Bewegungsthätigkeit der secundären Blattstiele nicht in irgend einer anderen Weise (correlativ) veranlassend oder bedingend wirkt oder mitwirkt. Jedenfalls setzt die Erzielung des besagten Erfolges eine bestimmte Reactionsfähigkeit voraus, die in geeigneter Weise nicht bei allen Pflanzen und bei Mimosa vielleicht nicht zu allen Zeiten vorhanden ist. Denn es ist durchaus nicht ausgeschlossen, dass die Reactionsfähigkeit im Zusammenhang mit den nyctinastischen Krümmungen und Reactionen oder speciell im Zusammenhang mit den abendlichen Bewegungen der secundären Blattstiele modificirt wird[2]). Desshalb lassen sich auch in unserer Frage nicht ohne weiteres Schlüsse aus den unter bestimmten Bedingungen (am Tage und bei plötzlicher Belastung) angestellten Experimenten Schilling's[3]) ziehen, aus denen übrigens hervorgeht, dass auch in dem Hauptgelenk von Mimosa durch eine aufgedrängte Krümmung (Inanspruchnahme) eine auf die Ausgleichung hinarbeitende Gegenreaction (II, p. 365) erweckt wird.

---

1) Näheres bei Pfeffer, l. c.

2) Es ist also nicht ausgeschlossen, dass die abendliche Senkung unter bestimmten Aussenbedingungen nicht zu Stande kommt, wie das nach D. D. Cunningham (Annals of Royal Botanic. Garden Calcutta 1895, Bd. 6, p. 135) in Ostindien der Fall sein soll, oder dass die abendliche Senkung unter bestimmten Umständen auch ohne die Bewegung der secundären Blattstiele ausgebildet wird. Anscheinend hat schon die Höhe der (constanten) Temperatur einen Einfluss. — Schwendener's mechanistische Bedenken ändern an den Thatsachen nichts (Schwendener 1897, Gesammelte Botan. Mittheil. Bd. 2, p. 238).

3) A. J. Schilling, Der Einfluss der Bewegungshemmungen auf die Arbeitsleistungen d. Blattgelenke von Mimosa pudica. 1895. — Vgl. diesen Bd. II, § 166.

Analog wie bei Mimosa wird vermuthlich auch in anderen Fällen die Nachschwingung dem realisirten Bewegungsgang (bezw. Bewegungsbestreben) entsprechen, also auch dem, der aus dem Zusammengreifen von photonastischen und thermonastischen Wirkungen resultirt[1]). Da jedoch in derselben Pflanze nicht jede Reaction Nachwirkungen hervorruft (vgl. II, p. 245), so ist es auch möglich, dass letztere einmal durch eine bestimmte Einzelreaction, aber nicht durch die real ausgeführte resultirende Bewegung bestimmt werden (vgl. II, p. 257). Uebrigens kann z. B. die photonastische Wirkung (Reaction) dann Nachschwingungen im Gefolge haben, wenn die Ausführung der angestrebten aitionastischen Bewegung durch eine Widerlage mechanisch unmöglich gemacht ist, während von Nachwirkungen natürlich keine Rede sein kann, wenn bei der mechanischen Hemmung der Bewegungen die Bedingungen für die maassgebenden, primären Reactionsbestrebungen ausfallen.

Natürlich ist eine photonastische, thermonastische u. s. w. Krümmungsbewegung ebensogut möglich, wenn die nothwendige physiologische Dorsiventralität (II, p. 83) durch innere Ursachen ausgebildet oder aber durch äussere Factoren stabil oder labil inducirt ist (II, p. 167). In dem zuletzt genannten Falle hält selbstverständlich die Befähigung zu einer aitionastischen Krümmungsreaction nur so lange an wie die Induction, und die Reaction wird demgemäss mit dem Wechsel der Inductionsbedingungen schnell modificirt, wenn sich mit diesen der Inductionszustand (die Stimmung) schnell verändert.

Ein schönes Beispiel für die Veränderung der photonastischen Krümmungsreaction durch eine labile, geotropische Induction sind die Bewegungsgelenke gewisser Pflanzen[2]). Diese Bewegungsgelenke sind negativ geotropisch, so dass eine mehr oder minder ansehnliche Verschiebung der Gleichgewichtslage eintritt, wenn die Pflanze umgekehrt oder wenn am Klinostaten die einseitige Wirkung der Schwerkraft eliminirt wird (II, § 111). Bei Phaseolus multiflorus und vulgaris erfolgt diese geotropische Reaction so schnell und geht so weit, dass nach der Umkehrung der Pflanze das in Tagstellung befindliche Blatt (Fig. 61, bei *b*) in einigen Stunden in eine der Nachtstellung ähnliche Lage (Fig. 61, *a*) übergeführt wird. Nach dieser Verschiebung der Gleichgewichtslage sind die Gelenke in vollem Maasse photonastisch empfindlich, jedoch ist die Bewegungsrichtung der photonastischen Reaction und der Tagesbewegungen gegen früher gerade umgekehrt, so dass das Blatt am Abend sich in die in der Fig. 61 (bei *b*) gekennzeichnete Lage begiebt und am Morgen in die Lage *a* zurückkehrt. Analog verhält sich Desmodium gyrans, bei dem allerdings nach der Umkehrung das Endblatt nicht völlig die Winkelstellung erreicht, die es bei voller Tagstellung annimmt (vgl. Fig. 57, p. 482). Bei den meisten Gelenken überwiegt aber die inhärente Dorsiventralität derart, dass nach der Umkehrung die Schlafbewegungen in der bisherigen Weise fortgesetzt werden.

---

1) Wenn schlafende Blätter während des Tages durch einseitige, seitliche Beleuchtung (heliotropische Wirkung) in einer resultirenden, schiefen Lage gehalten werden, so wird nach F. M. Pertz u. Fr. Darwin (Proceedings of Philosophical Society Cambridge 1900, Bd. 10, p. 259) am nächsten Morgen eine ähnliche Lage bei den im Dunkeln gehaltenen Blättern gefunden. Ob es sich aber hierbei um eine reale Nachwirkung handelt, muss dahingestellt bleiben. [Vgl. auch F. M. Pertz und Fr. Darwin, Annals of Botany 1903, Bd. 17, p. 93.]

2) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 138.

Dementsprechend verhalten sich auch die Pflanzen, wie A. Fischer[1]) weiterhin zeigte, wenn mit Hilfe des Klinostaten die einseitige Reizwirkung der Schwerkraft aufgehoben wird. Da unter diesen Bedingungen bei Phaseolus vulgaris und multiflorus, sowie bei Lupinus albus die Schlafbewegungen, trotz des täglichen Beleuchtungswechels, ganz oder in der Hauptsache aufhören, so folgt, dass die Bewegungsgelenke dieser Pflanzen (in Bezug auf die photonastische Wirkung) physiologisch radiär sind. Dagegen wird bei Acacia lophantha,



Fig. 61. Phaseolus multiflorus in inverser Aufstellung. Die Stiele der beiden ersten Laubblätter sind durch den Drath *d* unverrückbar fixirt, so dass nur das unterhalb der Blattlamina befindliche Gelenk Bewegungen ausführen kann. Das Blatt *a* ist in der Tagstellung, das Blatt *b* in der Nachtstellung gezeichnet. Die Blättchen des dreizähligen Blattes *c* sind durch die Drehung in dem Hauptgelenk in die Lage zurückgeführt, welche sie gegenüber dem Lichte normalerweise einnehmen, und führen desshalb auch die normal gerichteten Schlafbewegungen aus.

Trifolium pratense, Amicia, Biophytum sensitivum, überhaupt in den meisten Fällen, die photonastische Reactionsfähigkeit ganz oder vorwiegend durch die inhärente physiologische Dorsiventralität bestimmt, da am Klinostaten die Schlafbewegungen in der bisherigen Richtung und mit ansehnlicher Amplitude fortgesetzt werden. Bei Cassia marylandica wird aber am Klinostaten die Amplitude der Tagesbewegungen abgeschwächt und bei Desmodium gyrans muss die geotropische Induction die inhärente physiologische Dorsiventralität überwiegen, da nach Fischer bei dieser Pflanze die Schlafbewegungen am Klinostaten in normaler Weise fortdauern, während sie nach meinen Beobachtungen an der invers aufgestellten Pflanze der Richtung nach umgekehrt werden. Es war ja auch von

1) A. Fischer, Bot. Zeitung 1890, p. 672.

vornherein zu erwarten, dass es Bindeglieder zwischen den Pflanzen giebt, die man je nach der Herkunft der maassgebenden physiologischen Dorsiventralität mit A. Fischer[1]) als autonyctinastische und geonyctinastische unterscheiden kann.

Die Nachschwingungen verursachen, dass die Tagesbewegungen auf dem Klinostaten, analog wie bei der Uebertragung in continuirliche Beleuchtung, nicht sofort erlöschen, sondern einige Tage mit allmählich nachlassender Amplitude fortgesetzt werden und nach dem Entfernen der Pflanze vom Klinostaten wiederum allmählich ihren vollen Werth erreichen (Fischer, l. c.). Nach der inversen Aufstellung von Phaseolus hat aber offenbar der dominirende Einfluss der geotropischen Induction zur Folge, dass die Schlafbewegungen schon am ersten Tage in umgekehrter Richtung stattfinden (Pfeffer, l. c.).

Da durch die Einkrümmung die Lage der Gelenke gegen das Loth und somit die geotropische Wirkung, sowie eventuell die photonastische Stimmung etwas modificirt werden, so hat die Realisirung der Krümmungsbewegung selbst bei den autonyctinastischen Organen einen gewissen Einfluss auf den näheren Verlauf der Tagesbewegungen[2]). In dieser Hinsicht können aus verschiedenen Gründen kleine Differenzen bei den Blättern der vertical und der geneigt stehenden Zweige derselben Pflanze zu Stande kommen[3]).

Haben sich die bisherigen Untersuchungen nur mit den Gelenken (den Variationsbewegungen) beschäftigt, so ist doch nicht zu bezweifeln, dass analoge Verhältnisse auch bei den durch Nutation vermittelten Tagesbewegungen vorkommen[4]). Jedenfalls sind auch die dorsiventralen Blätter im allgemeinen plagiogeotropisch, so dass ihre Gleichgewichtslage nach der inversen Aufstellung und am Klinostaten und zwar oft sehr erheblich verschoben wird (II, § 131, 132). Uebrigens dürften bei diesen Objecten die Schlafbewegungen in den meisten Fällen durch die inhärente physiologische Dorsiventralität bestimmt werden.

Da mit der Dorsiventralität häufig eine gewisse, wenn auch oft geringe aitionastische Reactionsfähigkeit verknüpft ist (II, p. 476), so sind ohne Frage viele der Fälle, in welchen eine stabile oder labile Dorsiventralität inducirt wird (II, § 43), Beispiele dafür, dass durch eine einseitige (orientirende) Reizwirkung zugleich eine photonastische, thermonastische u. s. w. Reactionsfähigkeit geschaffen oder modificirt wird. Ein solcher Erfolg kann auch schon durch eine nur physiologische (also anatomisch und morphologisch nicht erkennbare) Dorsiventralität bedingt sein, und bei der allgemeinen correlativen Abhängigkeit (II, § 45, 46) bleibt voraussichtlich die aitionastische Reactionsfähigkeit bei keiner der Inductionen und Inanspruchnahmen völlig unberührt, die durch eine tropistische Reaction (II, Kap.

---

1) A. Fischer, l. c. p. 711. — Aus dem früher (II, p. 476 Anmerk.) angegebenen Grunde wende ich statt »autonyctitropisch« etc. »autonyctinastisch« an. — Nach Fischer (l. c. p. 709) ist auch Mimosa pudica autonyctinastisch, doch ist nicht zu ersehen, ob auch die abendliche Senkung des Hauptblattstiels auf dem Klinostaten fortgesetzt wird.

2) Wir haben hier nur die nyctinastischen Bewegungen im Auge und sehen demgemäss von den geotropischen, heliotropischen etc. Orientirungsbewegungen bei den schlafenden oder bei anderen Organen ab, durch welche die Lage der Organe und somit auch die Nachtstellung etc. verändert wird (II, § 131, 132). Stahl (Bot. Zeitung 1897, p. 86), der nach Ziel und Zweck urtheilt, hat diese Richtungsbewegungen und die aitionastischen Bewegungen nicht correct auseinandergehalten.

3) Vgl. Ch. Darwin, Bewegungsvermögen der Pflanzen 1881, p. 336.

4) Vgl. Pfeffer, l. c. p. 143.

XIII) angezeigt werden. Thatsächlich zeigt das oben besprochene Verhalten von Phaseolus, dass die Befähigung zu einer photonastischen Krümmungsbewegung durch das geotropische Wirken erst geschaffen, bezw. umgekehrt wird. Wenn in diesem Falle die Induction mit einer geotropischen Bewegung verknüpft ist, so wird doch bekanntlich in anderen Fällen sogar eine ansehnliche structurelle (sichtbare) Induction ohne eine Krümmungsreaction erzielt. Ohnehin ist die Befähigung zu einer aitionastischen, tropistischen oder anderweitigen Reizbewegung nicht aus den sichtbaren Bauverhältnissen zu erkennen, und so ist es auch verständlich, dass in den Blattgelenken von Phaseolus die photonastische Reizbarkeit inducirt, bezw. die Bewegungsrichtung umgekehrt wird, ohne dass der ausgesprochene dorsiventrale Bau der Gelenke eine Veränderung erfährt.

Es müssen aber nicht alle aitionastischen Reactionen, die von einer physiologischen Induction abhängen, ansehnlich ausfallen oder so schnell verlaufen, dass durch den täglichen Wechsel der Beleuchtung, der Temperatur u. s. w. auffällige photonastische, thermonastische etc. Bewegungen hervorgerufen werden (II, p. 487). In der That werden wir bei der Behandlung der tropistischen Reizbewegungen von einer Induction abhängige, aitionastische, besonders photonastische Bewegungen kennen lernen, die zwar langsam verlaufen, aber ansehnlich ausfallen können und die dazu dienen, Organe in eine bestimmte resultirende Gleichgewichtslage zu bringen (II, § 121, 122).

So reagiren die Rhizome von Adoxa moschatellina, Circaea und einigen anderen Pflanzen am Klinostaten nicht photonastisch, wohl aber nachdem sie geotropisch inducirt sind. Denn wenn das Rhizom im Dunkeln die transversalgeotropische Gleichgewichtslage angenommen hat, so wird durch diffuse Beleuchtung eine nach abwärts gerichtete Krümmung verursacht, welche mit der Beleuchtung bis zu einem gewissen Grenzwerth steigt, während Verdunklung die Wiederherstellung der horizontalen Gleichgewichtslage veranlasst (II, § 122, 131). Analog verhalten sich die oberirdischen Ausläufer gewisser Pflanzen, die sich im Dunkeln vertical aufwärts stellen und sich bei einer genügenden, diffusen Beleuchtung durch eine Krümmungsbewegung in die horizontale Gleichgewichtslage begeben (II, § 131). Voraussichtlich sind geotropische Inductionen auch bei einigen der früher (II, p. 487) besprochenen, photonastischen Bewegungen betheiligt, durch welche Organe (die zum Theil energisch geotropisch reagiren) in Folge des Beleuchtungswechsels in eine neue Gleichgewichtslage gebracht werden[1]).

Auch die soeben behandelten Reactionen von Rhizomen u. s. w. gehören desshalb zu den photonastischen (bezw. thermonastischen) Vorgängen, weil wir zu diesen alle Krümmungsreactionen zu zählen haben, die, bei Constanz der übrigen Aussenbedingungen, durch die alleinige Veränderung der diffusen Beleuchtung (oder der Temperatur etc.) ausgelöst werden (II, p. 83, 356). Mit dieser Bezeichnung, die analog wie Phototropismus, etc. nur auf die Qualität und die Modalität des äusseren Anstosses und auf die Gestaltung der Endreaction basirt ist, wird

1) Nach Lidforss (Bot. Ctbl. 1901, Bd. 88, p. 169) beruht die thermonastische Reaction der Sprosse von Holosteum umbellatum, Lamium purpureum, Veronica chamaedrys, Mimulus Tilingii (vgl. II, p. 495) auf geotropischer Induction, während eine solche bei den Blüthenstielen von Anemone nemorosa keine Rolle spielt [vgl. Lidforss Jahrb. f. wiss. Bot. 1902, Bd. 38, p. 343]. Vgl. diesen Bd. II, § 131.

nichts Bestimmtes über die sensorischen und motorischen, überhaupt über die inneren Processe ausgesagt und vorausgesetzt, die also beliebig verwickelt und bei ähnlichem Erfolge verschiedenartig sein können (II, p. 356). Demgemäss sind die oben besprochenen Bewegungen zu den photonastischen Reactionen zu zählen, und das auch dann, wenn sich in einem concreten Fall ergeben sollte, dass der Beleuchtungswechsel (bezw. Temperaturwechsel etc.) nur dadurch wirkt, dass er die geotropische Sensibilität modificirt, und in Folge dieser Umstimmung durch eine geotropische Bewegung den Uebergang in eine neue Gleichgewichtslage veranlasst.

Aber auch ohne die Aufklärung und Berücksichtigung der maassgebenden Innenprocesse, dürfen wir alle diese und analoge Vorgänge, indem wir die Schwerkraft in den Vordergrund stellen, mit vollem Rechte als Belege dafür ansprechen, dass die geotropische Reactionsfähigkeit durch das Ausmaass der Beleuchtung (der Temperatur etc.) verändert wird[1]). Denn es ist und bleibt Thatsache, dass dieselbe (tropistische) Schwerkraftwirkung eine verschieden starke Krümmungsbewegung veranlasst, je nachdem die Pflanze stärker oder schwächer beleuchtet, also in eine verschiedene Lichtstimmung versetzt ist.

Durch die Thatsache, dass eine Reaction z. B. von dem Zusammenwirken von Schwerkraft und Licht (bezw. Temperatur etc.) abhängt und dass bei Constanz der Schwerkraftwirkung der Wechsel der diffusen Beleuchtung eine Krümmungsbewegung veranlasst, ist jedenfalls die specielle Bedeutung und die Art des Zusammenwirkens dieser Factoren noch nicht aufgehellt. Denn dasselbe Endresultat kann ebenso herauskommen, wenn sich mit der Intensität der diffusen Beleuchtung die geotropische Sensibilität ändert, oder wenn letztere unverändert bleibt und sich die Reaction aus dem Zusammenwirken der constanten geotropischen Auslösung (inducirten Dorsiventralität) mit der variabeln photonastischen Reizwirkung (oder aus der Combination dieser und anderer Factoren) ergiebt. Es ist auch klar, dass unter allen diesen Umständen der geotropische Reiz ebensogut dirigirend wirkt, wie in den zahlreichen Fällen, in welchen die photonastische Reizbarkeit auf einer inhärenten Dorsiventralität beruht und die Gleichgewichtslage aus dem Zusammenwirken der photonastischen und geotropischen Reactionen resultirt. Ebenso ist es klar, dass ein physiologisch radiäres Organ am Klinostaten nicht mehr auf Lichtwechsel reagiren wird, gleichviel ob die tropistische Wirkung der Schwerkraft durch die Induction einer labilen physiologischen Dorsiventralität die photonastische Reactionsfähigkeit schafft, oder ob die geotropische Sensibilität durch die Beleuchtung entsprechend modificirt wird.

Auch lässt sich ein sicherer Schluss nicht aus Analogien ziehen, da nicht selten derselbe Erfolg und derselbe Zweck mit verschiedenen Mitteln erreicht wird. Wenn also in bestimmten Fällen die labile Induction nicht sogleich mit der Aufhebung der inducirenden Aussenwirkung schwindet und sich desshalb nachweisen lässt, dass die photonastische etc. Reactionsfähigkeit durch die Induction einer labilen physiologischen Dorsiventralität bedingt ist, so folgt daraus nicht, dass bei dem besagten Zusammenwirken eines tropistischen und diffusen

---

1) Ebenso kann man die autonomen Bewegungen, welche von dem Einfluss der constanten Schwerkraft abhängig sind, als autonome und als geotropische Vorgänge ansprechen. Vgl. Bd. II, § 80.

Reizes stets eine labile Induction durch die einseitige Wirkung von Licht, Schwerkraft u. s. w. stattfinden und entscheidend sein muss. Ohnehin ist andererseits bekannt, dass die verschiedenartigen, also ebenso die phototropischen, geotropischen Sensibilitäten durch die Eigenthätigkeit, sowie durch die Inanspruchnahme und die anderweitige Beeinflussung des Organismus modificirt werden können (II, § 121, 122).

Die Herstellung der photonastischen Reactionsfähigkeit in den Blattgelenken von Phaseolus (II, p. 508) wird übrigens wahrscheinlich durch eine geotropische Induction vermittelt. Denn in diesem Falle lässt sich constatiren, dass die photonastische Reactionsfähigkeit Hand in Hand mit der Auslösung einer ansehnlichen, geotropischen Krümmungsbewegung gewonnen, bezw. modificirt wird, eine Reaction, die sich unabhängig vom Beleuchtungswechsel und also auch im Dunkeln abspielt. Noll's[1] Ansicht, dass es sich bei dieser Pflanze nur um eine Modification der geotropischen Sensibilität durch die Beleuchtung handeln könne, ist aus einer einseitigen und unzulänglichen Auffassung dieser Probleme entsprungen.

Falls die obige Annahme zutrifft, so ist z. B. weiter zu entscheiden, ob die Modification der Reaction in einer Veränderung der photonastischen Sensibilität oder der Actionsfähigkeit in den antagonistischen Gelenkhälften begründet ist. Denn auch letzteres ist möglich, da thatsächlich durch die geotropische Krümmung die Expansionsenergie (die Turgorspannung) in den antagonistischen Hälften erheblich verschoben, nämlich in der nach der Umkehrung erdwärts gewandten Hälfte gesteigert, in der zenithwärts gewandten Gelenkhälfte aber vermindert wird. Nun hat im allgemeinen die schon bestehende mechanische Inanspruchnahme einen Einfluss auf den Verlauf, unter Umständen auch auf die Ausgiebigkeit der Reaction, und so wäre es denkbar, dass bei einer Verdunklung der Expansionszuwachs, durch welchen die photonastische Bewegung erzielt wird, jedesmal in der minder expandirten Hälfte zeitlich schneller verliefe, als in der stärker in Anspruch genommenen Gelenkhälfte (vgl. II, § 104).

§ 103. Mechanik der Nutationsbewegungen.

Im Anschluss an II, § 96 (vgl. auch II, § 78), wo bereits auf die in der Hauptsache in Betracht kommenden Modalitäten und Reactionen hingewiesen wurde, soll nunmehr mitgetheilt werden, was über die Mechanik der in II, § 96—102 besprochenen Nutationsbewegungen bekannt[2] ist. Zunächst sei nochmals daran erinnert, dass eine Krümmungsbewegung eintreten muss, wenn das Wachsthum in den miteinander verketteten antagonistischen Geweben bei einer Erhöhung oder Erniedrigung der Temperatur oder der Beleuchtung in ungleichem Grade gesteigert oder vermindert wird. Denn dann wird die Krümmung so lange fortschreiten, bis eine bestimmte Gleichgewichtslage erreicht ist, die aus dem verschiedenen Wachsthumsstreben der verketteten Gewebe (Elemente), sowie aus den durch die Krümmung geschaffenen und veranlassten mechanischen Gegenwirkungen und physiologischen Reactionen resultirt.

---

1) F. Noll, Die heterogene Induction 1892, p. 12.

2) Es werden hier nur die photo- und thermonastischen Bewegungen berücksichtigt, da über die Mechanik der hydronastischen Bewegungen keine Untersuchungen vorliegen.

Von den Eigenheiten des Objectes und von der Schnelligkeit des Temperaturwechsels etc. hängt es aber ab, ob die neue Gleichgewichtslage direct erreicht wird oder erst, nachdem eine Anzahl Oscillationen ausgeführt sind, die z. B. dadurch entstehen können, dass die antagonistischen Gewebe mit ungleicher Schnelligkeit die den veränderten Bedingungen entsprechende Wachsthumsschnelligkeit annehmen, oder dadurch, dass durch eine Uebergangsreizung eine transitorische und inäquale Beschleunigung oder Hemmung des Wachsthums veranlasst wird. Wie dem aber auch sei, jedenfalls muss sich durch eine genügend langsame Veränderung der Temperatur etc. die Reduction und die Eliminirung dieser transitorischen Oscillationen erzielen lassen. Die Realisirung dieser Oscillationen hat aber keinen Einfluss auf die endliche Gleichgewichtslage, die, nachdem sie erreicht ist, so lange unverändert bleibt, bis die Modification eines äusseren oder inneren Factors eine Verschiebung herbeiführt. Uebrigens kann ein Organ auch derart reagiren, dass die Veränderung der Temperatur etc. zwar weitgehende Oscillationen, aber zum Schluss keine bleibende Verschiebung der bisherigen Gleichgewichtslage hervorruft (vgl. II, § 96).

Aus dem Verlauf der Bewegungen ist also nicht ohne weiteres zu ersehen, ob eine besondere Uebergangsreizung im Spiele ist. Da aber die den veränderten (constanten) Temperatur- und Lichtverhältnissen entsprechende Wachsthumsschnelligkeit in der Regel ohne eine merkliche transitorische Störung angenommen wird (II, p. 80, 93, 109, 364), so ist zu erwarten, dass viele, insbesondere die langsameren photonastischen und thermonastischen Krümmungsbewegungen, möglicherweise auch gewisse typische Schlafbewegungen, ohne eine durch den Licht- oder Temperaturwechsel ausgelöste, transitorische Wachsthumsbeschleunigung (oder Wachsthumshemmung) verlaufen. Die Befähigung zu einer Uebergangsreaction wurde indess von mir[1]) für verschiedene, gut reagirende Pflanzen nachgewiesen, bei denen durch die Steigerung oder die Verminderung des Lichts oder der Temperatur (analog wie bei den Ranken durch den Contactreiz II, § 88) eine vorübergehende Beschleunigung des Wachsthums veranlasst wird. Durch diese wird aber, ebenso wie bei den Ranken, offenbar eine schnellere Ausführung der Krümmungsbewegung ermöglicht, und so wird z. B. die Blüthe von Crocus in den Stand gesetzt, sich auch dann schnell zu schliessen, wenn sie plötzlich in eine niedrige Temperatur versetzt wird, die in der Folgezeit kaum noch Wachsthum gestattet.

Bei den besonders schnell und ausgiebig photo- oder thermonastisch reagirenden Pflanzen fällt die transitorische Beschleunigung der Wachsthumsschnelligkeit ebenso ansehnlich aus, wie bei den Ranken (II, § 88). So wird bei Impatiens noli tangere die Wachsthumsschnelligkeit in der Mittellamelle des Blattstiels vorübergehend bis zu dem 20fachen des bisherigen Werthes erhöht, wenn durch Verdunklung eine energische photonastische Krümmungsbewegung hervorgerufen wird[2]). Ferner ergiebt sich aus den in der Tab. 1, p. 520

---

1) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 13, 122, 171. Auf diese Untersuchungen, sowie auf die Studien von Jost (Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 31, p. 345) stützt sich im wesentlichen das hier Gesagte.

2) Pfeffer, l. c. p. 21. In einem Versuche rückten die Messungsmarken in 4 Stunden von 182 auf 183,5 Striche des Mikrometers auseinander, woraus sich pro

mitgetheilten Messungen, dass bei Crocus das mittlere Wachsthum in der Actionszone des Perigons transitorisch auf das 7—10fache steigt, obgleich die Uebertragung aus 17 C. in 7 C. eine starke Verminderung der stationären Zuwachsbewegung zur Folge hat. Auch die Beobachtungen an Tulipa (Tab. 3, p. 521) zeigen, dass die mittlere Zuwachsbewegung vorübergehend ungefähr den 18fachen Werth annahm, als die Temperatur plötzlich von 11 C. auf 18 C. erhöht wurde und die Beschleunigung des Wachsthums würde immer noch ca. eine 8fache sein, wenn wir den Mittelwerth der letzten Messung (0,48 Proc.) als diejenige Wachsthumsthätigkeit ansehen, die fernerhin bei 18 C. eingehalten wurde.

Ueberhaupt bietet die Mechanik dieser Reizkrümmungen ähnliche Verhältnisse, wie die Reizkrümmung der Ranken (II, § 88). Wie bei diesen, so bewahrt auch bei den genannten photo- und thermonastischen Reactionen die concav werdende Flanke während der Einkrümmung dieselbe Länge oder erfährt eine ganz geringfügige Verkürzung. Bei der weiterhin eintretenden, rückgängigen Bewegung (durch die das Blatt von Impatiens nicht vollständig in die Tagstellung zurückgeführt wird) wächst dann die zuvor beschleunigte Flanke nicht oder nur ganz wenig. Die neueren Untersuchungen Wiedersheim's[1]) lassen aber keinen Zweifel, dass auch die rückgängige Bewegung, analog wie bei den Ranken (Fig. 47, p. 428), mit einer zweiten, geringeren Beschleunigung des Wachsthums der Mittellinie verknüpft ist. Diese zweite Beschleunigung dürfte sich auch bei den Blüthen von Tulipa (Tab. 3, p. 521) und Crocus einstellen, wird aber bei diesen Objecten desshalb geringer ausfallen, weil die Perigonblätter durch den Temperaturwechsel in eine neue Gleichgewichtslage gebracht werden, und weil demgemäss die rückläufige Bewegung nur so weit eintritt, als es die Ausgleichung der Ueberkrümmung erfordert.

Ebenso wie die Ranken werden aber die photo- und thermonastischen Organe in die Ausgangslage dann zurückgeführt, wenn man die äussere Einwirkung nur transitorisch wirken lässt, wenn man also die früheren Bedingungen wieder herstellt, nachdem durch die Zunahme oder durch die Abnahme der Beleuchtung oder der Temperatur die Krümmungsreaction hervorgerufen ist. Mit der auf diese Weise veranlassten Verstärkung und Beschleunigung der Ausgleichbewegung tritt dann auch die hiermit verkettete, zweite Wachsthumsbeschleunigung deutlicher hervor. Uebrigens wird auch bei den Ranken durch die Continuität des tropistischen Contactreizes eine bleibende Verschiebung der Gleichgewichtslage herbeigeführt.

Obgleich die Rankenbewegung durch einen tropistischen, die photo- und thermonastischen Bewegungen durch eine diffuse Reizung veranlasst sind, so

---

Stunde ein Zuwachs von 0,21 Proc. ergab. Nach der Verdunklung krümmte sich dann das Blatt in $1/2$ Stunde stark abwärts, und aus der in dieser Zeit beobachteten Veränderung des Markenabstandes (184 auf 192 Strich) berechnet sich für die Oberseite pro 1 Stunde ein Zuwachs von 8,68 Proc. Da die gleichzeitige Messung der Unterseite eine Verkürzung um 0,53 Proc. ergab, so berechnet sich das Wachsthum der Mittellamelle zu $\frac{8,68-0,53}{2} = 4,07$ Proc. Ueber die photonastische Reaction dieser Pflanze vgl. Bd. II, p. 489.

1) Dieselben wurden im Leipziger Institut ausgeführt.

werden doch alle diese Reactionen durch ähnliche Wachsthumsoperationen vermittelt. Denn in allen diesen Fällen wird eine transitorische Wachsthumsbeschleunigung ausgelöst, und ausserdem wird oft eine bleibende Verschiebung der Gleichgewichtslage herbeigeführt, die je nach den Eigenschaften des Objects und den Reizbedingungen verschieden ausfällt. Demgemäss hat eine photonastische und thermonastische Reizung, ebenso wie eine thigmotropische Reizung der Ranken zur Folge, dass die ganze active Zone (also beide Flanken) eine Wachsthumsbeschleunigung erfährt, die in der zunächst concav werdenden Flanke zeitlich später beginnt, aber, sofern die Krümmung wieder völlig ausgeglichen wird, trotz des langsameren Verlaufs schliesslich denselben Gesamtzuwachs zu Tage fördert (vgl. II, p. 429)[1]).

Diese generellen Causalbeziehungen sind und bleiben Thatsachen, welcher Art auch die Factoren sein mögen, durch deren Verwendung und Combination die stets verwickelte Reizreaction veranlasst und durchgeführt wird. Zu diesen Factoren gehören auch die Uebergangsreactionen, sowie die Bewegungen, welche bei der Herstellung anderer Beleuchtungs- und Temperaturverhältnisse durch die ungleiche Beeinflussung der stationären Wachsthumsthätigkeit in den antagonistischen Geweben verursacht werden, und die eine permanente Verschiebung der Gleichgewichtslage bewirken. Ausserdem wird, wie in allen Fällen, auch bei den hier behandelten aitionastischen Reactionen zu entscheiden sein, ob die rückläufige Bewegung (die bei Verschiebung der Gleichgewichtslage vermindert oder auch ganz eliminirt sein kann) nur durch die realisirte Action oder auch durch eine anderweitige, directe oder indirecte Reizverkettung ausgelöst wird[2]).

Dass aber wenigstens die Ausführung der Einkrümmung nicht nothwendig ist, um diejenigen Wachsthumsthätigkeiten zu erwecken, durch welche die rückläufige Bewegung erzielt wird, lässt sich in derselben Weise wie bei Ranken (II, § 88) zeigen. Denn nach den schon erwähnten Untersuchungen Wiedersheim's hat die Verdunklung zur Folge, dass auch an dem festgehaltenen Blatte von Impatiens parviflora, ähnlich wie nach der thigmotropischen Reizung der festgehaltenen Ranke (II, p. 429), eine doppelte Wachsthumsbeschleunigung eintritt. Dass aber die zweite Beschleunigung von dem Eintritt einer schnelleren Wachsthumsthätigkeit in der zunächst concav gewordenen Unterseite der Actionszone abhängt, ergiebt sich (ausser durch directe Messungen), ebenso wie bei den Ranken, schon aus der allmählichen Verminderung des Einkrümmungsstrebens, das activirt wird, wenn man dem Blatte seine Bewegungsfreiheit wiedergiebt. Es ist übrigens einleuchtend, dass diese zweite Wachsthumsbeschleunigung bei einem festgehaltenen Blatt von Tulipa oder Crocus geringer ausfällt, weil mit der bleibenden Veränderung der Temperatur die Gleichgewichtslage erheblich verschoben, die rückläufige Bewegung also reducirt wird.

Durch diese Erfahrungen ist indess, wie schon bei der Besprechung der Ranken (II, § 88) erörtert wurde, noch nicht ausgeschlossen, dass in dem an

---

1) Es ist also, wie ich in den Periodischen Bewegungen aussprach, in den antagonistischen Flanken eine gleichsinnige, aber ungleich schnell eintretende Beschleunigung des Wachsthums thätig.

2) Vgl. Bd. II, p. 429, wo diese Frage, auch mit Rücksicht auf die Ansicht Jost's, behandelt ist.

der Krümmung verhinderten Organe der Anstoss zu der rückläufigen Bewegung von den freilich andersartigen Spannungsverhältnissen ausgeht. Dass dem aber nicht immer so ist, das lässt sich wenigstens bei den noch (II, § 104) zu besprechenden Variationsbewegungen zeigen, bei denen sich zugleich nachweisen lässt, dass das Reactionsvermögen der antagonistischen Gewebe auch von der correlativen Verkettung und Beeinflussung abhängt.

Eine directe oder indirecte Regulation ist immer nöthig, um zu erzielen, dass bei einer Nutationskrümmung die mit einander verketteten Gewebe in einem ihrer Lage entsprechenden Maasse wachsthumsthätig sind (vgl. II, § 129). Wenn aber, wie es bei der Einkrümmung der Ranken und der photonastisch oder thermonastisch reagirenden Organe der Fall ist, die concav werdende Flanke annähernd ihre Länge bewahrt, wenn also die Wachsthumsschnelligkeit von der convexen bis zu der concaven Flanke allmählich abnimmt, so folgt daraus nur, dass auch die langsamer wachsende Hälfte des sich krümmenden Organes eine transitorische Wachsthumsbeschleunigung erfährt. Denn in der Mittellinie dieser Hälfte wird das Wachsthum immer noch auf das 10fache erhöht sein, wenn es in der Mittellinie des ganzen Organes auf das 20fache gesteigert wurde (II, 514). Die geringfügige Verkürzung, die zuweilen an der concaven Flanke eintritt, dürfte ohnehin nur die Folge einer Compression sein[1]), die bei der schnellen Einkrümmung aus rein mechanischen Gründen noch erheblicher ausfiele, wenn nicht gleichzeitig durch die Reizung eine so ansehnliche Wachsthumsbeschleunigung ausgelöst würde.

Somit steht die Annahme von Jost[2]), nach der die beiden Hälften eines Organes gerade entgegengesetzt reagiren, nach der also (direct) durch die photonastische oder thermonastische Reizung das Wachsthum der convex werdenden Hälfte beschleunigt, das der concav werdenden aber verlangsamt werden soll, mit den empirisch ermittelten Wachsthumsverhältnissen nicht im Einklang. Möglich ist es indess sehr wohl, dass in concreten Fällen eine derartige entgegengesetzte Wirkung ausgeübt wird, oder dass etwa in einem anderen Falle durch die Uebergangsreizung in der einzelnen Zelle eine transitorische Hemmung mit einer darauf folgenden Beschleunigung ausgelöst wird. Durch die formale (stationäre) Wirkung, d. h. durch den Uebergang zu der den veränderten (constanten) Temperatur- und Beleuchtungsverhältnissen entsprechenden Thätigkeit, wird aber (so lange es sich um infraoptimale Werthe handelt) immer eine gleichsinnige, aber unter Umständen ungleich ausgiebige Modification der Zuwachsbewegung hervorgerufen.

Bei solchen formalen (stationären) Beeinflussungen hat also die Zunahme der Temperatur oder der Beleuchtung die entgegengesetzte Wirkung wie die Abnahme dieser Factoren. Ein derartiges Verhältniss braucht aber nicht bei den Uebergangsreizungen zu bestehen, und es besteht auch factisch nicht, wenn ebensowohl durch die Abnahme, als auch durch die Steigerung der Temperatur oder des Lichtes eine transitorische Wachsthumsbeschleunigung (oder eine

---

1) Pfeffer, l. c. p. 17; dieses Buch Bd. II, p. 371.

2) Jost, l. c. p. 368. Bei Jost sind übrigens nicht genügend die transitorischen und stationären Reactionen und Reactionserfolge auseinandergehalten, die bereits in meinen Periodischen Bewegungen in correcter Weise aufgefasst und behandelt wurden.

transitorische Wachsthumshemmung) veranlasst wird oder wenn, was überhaupt bei Auslösungen sehr wohl möglich ist (vgl. II, p. 504), der Abfall aber nicht die Zunahme der Temperatur oder der Beleuchtung eine Wachsthumsbeschleunigung oder eine Wachsthumshemmung hervorrufen[1]). Bedenkt man ferner, dass die physiologischen Erfolge von den specifischen, aber mit der jeweiligen autogenen und aitiogenen Stimmung veränderlichen Eigenschaften des Organismus, ferner von der Schnelligkeit des Wechsels und verschiedenen anderen Factoren abhängen, so kann es nicht überraschen, dass in gewissen Fällen abweichende Resultate erhalten wurden.

So wurde bei meinen[2]) Versuchen mit den Blüthen von Crocus durch die Temperaturerniedrigung (vgl. Tab. I, p. 520) eine sehr ansehnliche, durch die plötzliche Temperatursteigerung aber keine auffällige Wachsthumsbeschleunigung der Mittellinie ausgelöst. Bei der Tulpenblüthe wurde dagegen von Jost[3]) auch bei der Erhöhung der Temperatur eine starke transitorische Wachsthumsbeschleunigung der Mittellinie beobachtet (Tab. 3, p. 521).

In wie weit bei den photonastischen Pflanzen Beleuchtung und Verdunklung in verschiedenem Grade eine Uebergangsreizung hervorrufen, ist noch nicht sicher verfolgt. Eine exacte Ermittlung ist schon desshalb nicht leicht, weil die directe photonastische Reaction bei den meisten Pflanzen nur gering ausfällt, die ansehnlichen Tagesbewegungen aber durch das Zusammengreifen der Nachwirkungsbewegungen und der directen Reizungen zu Stande kommen (II, § 98). Bei den so erzeugten Tagesbewegungen tritt allerdings bei den Blüthen von Leontodon hastilis[4]) und Taraxacum officinale[5]) eine Acceleration des Mittelwachsthums ein. Da nun die mitbetheiligten Nachwirkungen durch den Lichtwechsel inducirt werden[6]), so ist anzunehmen, dass auch eine jede photonastische Reizreaction mit einer transitorischen Wachsthumsbeschleunigung verknüpft ist. Uebrigens scheint auch bei dem Aufenthalt in constanter Finsterniss eine gewisse, transitorische Wachsthumsbeschleunigung in der Mittellinie jedesmal dann einzusetzen, wenn in den Nachwirkungsbewegungen die Schliess- und Oeffnungsbewegung ein schnelleres Tempo einschlagen.

Eine sehr ansehnliche Beschleunigung des Mittelwachsthums wird aber, wie wir früher (II, p. 514) hörten, durch Verdunklung in den Blättern von Impatiens noli tangere und parviflora veranlasst, in denen zu jeder Zeit durch die Lichtentziehung eine ansehnliche photonastische Bewegung ausgelöst wird (II, p. 489).

---

1) R. H. True (Annals of Botany 1895, Bd. 9, p. 365) beobachtete sowohl bei plötzlicher Steigerung, als auch bei plötzlicher Senkung der Temperatur eine vorübergehende Wachsthumshemmung der Keimwurzel. Vgl. auch Bd. II, p. 93. — Es ist natürlich nicht ausgeschlossen, dass bei den thermonastischen Blüthen der Wachsthumsbeschleunigung eine ganz verübergehende Wachsthumshemmung vorausgeht, die in dem Messungsresultat nicht bemerkt wird.

2) Pfeffer, l. c. p. 122.

3) Jost, l. c. p. 346.

4) Vgl. Tabelle 4, p. 521 und Pfeffer, l. c. p. 26.

5) Jost, l. c. p. 354.

6) Die Nachwirkungsbewegungen der täglichen Periodicität des Längenwachsthums (Bd. II, p. 255) sind ebenfalls Beispiele für eine periodische Zunahme und Abnahme der Zuwachsbewegung.

Ob, wie es scheint, durch Beleuchtung eine geringere Acceleration des Mittelwachsthums verursacht wird, als durch Verdunklung, ist noch nicht entschieden. Ein bestimmter Schluss ist auch, wie schon (II, p. 504) angedeutet wurde, nicht aus der Erfahrung zu ziehen, dass bei der Beleuchtung der zuvor dunkel gehaltenen Blätter eine verhältnissmässig geringe Bewegungsreaction eintritt.

Da aber zum Zustandekommen einer Krümmungsbewegung die transitorische Wachsthumsbeschleunigung nicht nothwendig ist, so wird eine solche transitorische Reaction sicherlich auch bei vielen photo- und thermonastischen Bewegungen fehlen oder doch sehr zurücktreten. Eine geringe und langsam verlaufende Beschleunigung tritt zudem in den Messungsresultaten oft nicht deutlich hervor, schon desshalb nicht, weil die Wachsthumsschnelligkeit stets Schwankungen unterworfen ist (II, § 5), und weil die Zuwachsbewegung durch die Ueberführung der Pflanze in andere Temperatur- und Beleuchtungsverhältnisse auf ein anderes stationäres Maass gebracht wird (II, § 22, 25). In diesen und anderen Erwägungen habe ich in meinen Periodischen Bewegungen (1875) vielleicht etwas ängstlich eine bestimmte Entscheidung auch da vermieden, wo die Messungsresultate im allgemeinen auf eine Wachsthumsbeschleunigung hindeuteten. Sachgemäss ist aber in den Periodischen Bewegungen die transitorische Beschleunigung als eine vorübergehende und nicht nothwendige Reaction angesprochen, durch welche die Ueberführung in eine bleibende Gleichgewichtslage wohl beschleunigt, aber nicht verursacht wird.

Belege. Die in Folgendem mitgetheilten Resultate sind aus mikrometrischen Messungen an Blüthen berechnet, die nach der angedeuteten Methode (II, p. 377) gleichzeitig an der Aussen- und Innenseite der Blüthe, also mittelst Marken vorgenommen wurden, die sich an zwei genau gegenüberliegenden Punkten der activen Zone befanden. Aus den gemessenen Werthen ist dann der in den Tabellen verzeichnete procentische Zuwachs abgeleitet, der in einer jeden der beiden antagonistischen Flanken in 1 Stunde ausgeführt wurde. Die halbe Summe dieser beiden Werthe ergiebt die procentische Wachsthumsschnelligkeit der (reellen oder ideellen) Mittellamelle, die in den Tab. 3 und 4 in jeder Verticalreihe hinter den procentischen Werthen der Zuwachsbewegung in den beiden antagonistischen Flanken angegeben ist. In Tab. 1 und 2 ist nur dieses Mittelwachsthum (so sei kurz gesagt) angeführt. Da aber in diesen Versuchen mit den Blüthen von Crocus der Abstand der Marken auf der concav werdenden Flanke während der Krümmungsbewegung keine oder nur eine ganz unbedeutende Kürzung erfuhr, so wird durch den doppelten Werth des Mittelwachsthums annähernd der procentische Zuwachs auf der convex werdenden Flanke gekennzeichnet. Aus den procentischen Werthen ist zugleich zu ersehen, dass bei den Messungen ansehnliche Zuwachsgrössen abgelesen wurden. Denn wenn die beiden Marken um 150 Theilstriche des Mikrometers von einander abstehen, so werden die Marken bei einem Zuwachs von 8 Proc. um 12 Theilstriche auseinanderrücken.

Die Zahlen in Tab. 1 und 2 geben den procentischen Mittelwerth an, der aus den Messungen an 6 Blüthen für eine Blüthe berechnet ist (vgl. Pfeffer, l. c. p. 125, Tab. XI b und p. 127, Tab. XIII b). Ebenso ist in Tab. 3 der Mittelwerth verzeichnet, der aus den Messungen an 3 Blüthen abgeleitet ist (Jost, l. c. p. 354), während in Tab. 4 (nach Pfeffer, l. c. p. 27, Tab. VII b und VII c) die procentischen Zuwachswerthe für 3 Einzelblüthen angeführt sind. Aus den Ueberschriften der Verticalreihen in Tab. 1—3 ist zu ersehen, wie das Wachsthum bei constanter Temperatur verlief, und wie es sich in den folgenden

Zeitabschnitten gestaltete, nachdem das Versuchsobject plötzlich in eine constante höhere oder niedrigere Temperatur gebracht worden war. Aus den Ueberschriften der Tab. 1 und 2 ergiebt sich ferner, dass die Zuwachsmessungen an den Einzelblüthen, besonders in den der Tab. 2 zu Grunde liegenden Versuchen, nicht in genau denselben Zeitintervallen vorgenommen wurden.

Die Versuche in Tab. 1, 2, 4 wurden von mir[1]), diejenigen in Tab. 3 von Jost[2]) ausgeführt. Die Messungen wurden bei Crocus und Tulipa an dem allein stehen gebliebenen Perigonzipfel, bei Leontodon an der Röhre der einzigen Zungenblüthe vorgenommen, die an dem Blüthenköpfchen belassen war.

Aus der Tab. 1 ergiebt sich, dass in der Actionszone des Perigons von Crocus spec.[3]) nach der Uebertragung aus 17—18 C. in 7—7½ C. in den nächsten 15—20 Minuten eine sehr ansehnliche Wachsthumsbeschleunigung eintrat (vgl. II, p. 515), die in den folgenden 25—30 Minuten schon wesentlich geringer ausfiel und jetzt so ziemlich beendet war. Die Zahlenwerthe in Tab. 2 sprechen dafür, dass, wie schon II, p. 519 erwähnt wurde, bei der Blüthe von Crocus durch die plötzliche Temperaturerhöhung eine gewisse transitorische Wachsthumsbeschleunigung bewirkt wird, sie können indess bei der Geringfügigkeit der Differenz (1,51 und 1,03 Proc.) nicht als beweisend angesehen werden. Dagegen hat nach Tab. 3 bei Tulipa Gesneriana die Temperaturerhöhung eine erhebliche Steigerung des Mittelwachsthums zur Folge, die in der ersten Stunde am ansehnlichsten ausfällt und in den beiden folgenden Stunden mehr und mehr abnimmt. Bei diesen Versuchen beginnt bald eine rückläufige Bewegung, und Hand in Hand damit hat sich schon in der zweiten Stunde nach der Temperaturerhöhung (1 U. 40′—2 U. 40′) auf der Aussenseite des Perigons eine Beschleunigung, auf der Innenseite aber eine Verlangsamung des Wachsthums eingestellt.

Tabelle 1. Crocus spec. Wachsthum der Mittellamelle.

Temperatur 17—18° C.		Dann in 7—7½° C. und gemessen		
Beobachtungszeit 16½—16¾ Std.	Beobachtungszeit 3 Std.	nach 15—20 Min.	nach weiteren 25—30 Min.	nach weiteren 3 Std. bis 3 Std. 20 Min.
Zuwachs in 1 Std.	Zuwachs in 1 Std.	Zuwachs in 1 Std.	Zuwachs in 1 Std.	Zuwachs in 1 Std
0,75 %	0,54 %	5,24 %	2,44 %	0,29 %

Tabelle 2. Crocus spec. Wachsthum der Mittellamelle.

Temperatur 8—9° C.	Dann in 20—21° C und gemessen		
Beobachtungszeit 3—6 Std.	nach 20—45 Min.	nach weiteren 40 Min. bis 2 Std. 20 Min.	nach weiteren 45 Min. bis 2 Std.
Zuwachs in 1 St.	Zuwachs in 1 Std.	Zuwachs in 1 Std.	Zuwachs in 1 St.
0,24 %	1,51 %	1,26 %	1,03 %

1) Pfeffer, l. c. p. 27, 127.

2) Jost, l. c. p. 354.

3) Benutzt wurde eine weissblühende Gartenform mit sehr kräftigen Blüthen.

Tabelle 3. Tulipa Gesneriana (Duc van Toll).

	Temperatur 11° C.		Dann in 18° C.			
	5½—9 U. Mgs.	9—12 U. Mgs.	12 U. 40′ Mgs.— 1 U. 40′ Nachm.	1 U. 40′— 2 U. 40′ Nachm.	2 U. 40′— 3 U. 40′ Nachm.	3 U. 40′— 5 U. 40′ Nachm.
	Zuwachs in 1 Std.	Zuwachs in 1 Std.	Zuwachs in 1 Std.	Zuwachs in 1 Std.	Zuwachs in 1 Std.	Zuwachs in 1 Std.
Aussenseite	0,16 %	0,20 %	1,1 %	5,79 %	1,46 %	0,78 %
Mittellamelle	0,22 %	0,17 %	3,76 %	2,98 %	1,75 %	0,48 %
Innenseite	0,29 -	0,15 -	6,43 -	0,18 -	2,05 -	0,19 -

Tabelle 4. Leontodon hastilis. Stündlicher Zuwachs in Procenten.

		Tageslicht	Dunkel	Tageslicht	
		11½ Uhr Morgs. bis 10½ U. Abds.	10½ Uhr Abds. bis 6 Uhr Morgs.	6 Uhr Morgs. bis 8¾ Uhr Morgs.	8¾ Uhr Morgs. bis 4 Uhr Nachm.
Versuch 1	Aussenseite	1,47	0,17	0,46	2,37
	Mittellamelle	0,45	0,82	2,03	1,67
	Innenseite	0,43	1,47	3,60	0,97
Versuch 2	Aussenseite	0,47	0	0,15	2,17
	Mittellamelle	0,3	0,66	2,23	1,47
	Innenseite	0,13	1,33	4,32	0,77
Versuch 3	Aussenseite	?	0	0	1,54
	Mittellamelle		0,82	1,92	0,83
	Innenseite	0	1,65	3,84	0,13

Aus der Tabelle 4 ersieht man, dass am ersten Tage, während die Blüthen zwischen 11½ Morgens und 10½ Abends dem täglichen Beleuchtungswechsel ausgesetzt waren, und Abends die Nachtstellung annahmen, vorwiegend die Aussenseite der Corollenröhre wuchs. Während dann die Blüthen im Dunkeln bis 6 Uhr Morgens in eine halbe Tagstellung übergingen, war das Wachsthum der Innenseite gefördert, und diese Förderung wurde beschleunigt, als die Blüthen um 6 Morgens an das Tageslicht kamen und dadurch zwischen 6 und 8¾ Morgens die volle Tagstellung herbeigeführt wurde. Bis 4 Nachm. ist dann wiederum eine gewisse Schliessungsbewegung ausgeführt worden, und demgemäss ist inzwischen die Aussenseite der Röhre am stärksten gewachsen. Zwischen 6 und 8¾ Morgens (nach der Belichtung) hat nach der Tabelle eine gesteigerte Verlängerung der Mittellamelle stattgefunden.

§ 104. Mechanik der Variationsbewegungen.

Da von den aitionastischen Variationsbewegungen hauptsächlich diejenigen untersucht sind, welche durch den Beleuchtungswechsel verursacht werden, so halten wir uns in Folgendem an die photonastischen Reactionen, und setzen die

Bekanntschaft mit den allgemeinen Erörterungen über die Mechanik und die verschiedenartige Vermittlung der Variationsbewegungen voraus (II, § 78, vgl. auch Fig. 32, p. 371).

Nach den bisherigen Erfahrungen besteht zwischen dem Reactionsverlauf der Nutations- und Variationsbewegungen insofern eine Uebereinstimmung, als bei diesen sich eine Zunahme (bezw. Abnahme) der Expansionsenergie in dem Schwellgewebe des Gelenkes da einstellt, wo bei den Nutationskrümmungen eine Beschleunigung (bezw. eine Verringerung) der Zuwachsbewegung eintritt. Durch die Verminderung der Beleuchtung wird also, analog wie bei den Nutationskrümmungen (II, § 103), in den beiden antagonistischen Geweben eine Steigerung der Expansionsenergie hervorgerufen, die sich aber schneller (energischer) in der einen Gelenkhälfte entwickelt und dadurch, unter Compression der antagonistischen Gelenkhälfte, eine Krümmungsbewegung verursacht. Während nun in dieser comprimirten Hälfte fernerhin die Zunahme der Expansionsenergie weiter fortschreitet, geht dieselbe in der schneller reagirenden Hälfte bis zu einem gewissen Grad zurück, da der Lichtabfall zugleich als transitorischer Reiz wirkt, durch welchen die Expansionsenergie, analog, wie die Zuwachsbewegung, vorübergehend über dasjenige Maass getrieben wird, das fernerhin bei constanter Dunkelheit (oder Beleuchtung) eingehalten wird. In diesem Gleichgewichtszustand sind aber im Dunkeln (oder in der verminderten Beleuchtung) das stationäre Wachsthum und ebenso die stationäre Expansionsenergie in beiden antagonistischen Geweben gesteigert, und diese Steigerung ist in beiden Gelenkhälften annähernd gleich ausgefallen, wenn das Blatt die frühere Gleichgewichtslage wiedergewinnt und bewahrt. Bei Wiederherstellung der ursprünglichen, stärkeren Beleuchtung geht dann die Expansionsenergie (und ebenso das Wachsthum) wiederum auf den früheren stationären Zustand zurück. Vermuthlich wird aber durch eine genügend schnelle Lichtsteigerung ebenfalls eine transitorische Reizwirkung ausgelöst, jedoch ist es, ebenso wie in Bezug auf die Nutationsbewegung (II, p. 514), noch fraglich, ob diese Uebergangsreizung bei der Erhöhung der Beleuchtung allgemein bemerklich wird, bezw. ebenso stark ausfällt, wie bei der entsprechenden Verminderung der Beleuchtung.

In constanter Finsterniss (oder Beleuchtung), also ohne die directe Mitwirkung einer photonastischen Reizung, werden aber die Nachschwingungen durch eine entgegengesetzte Expansionsänderung in den beiden antagonistischen Hälften, also ohne eine Zunahme der Gesammtspannung in dem Gelenke ausgeführt, so wie es ja auch nicht nöthig ist, dass bei den Nachschwingungen der Nutationsbewegungen eine transitorische Wachsthumsbeschleunigung mitwirkt. Durch die gleiche Mechanik, also dadurch, dass die Expansionsenergie in der einen Gelenkhälfte abnimmt, während sie in der anderen Gelenkhälfte zunimmt, kommen auch die autonomen Variationskrümmungen zu Stande (II, § 82). Wie diese werden auch die Nachschwingungen, so lange sie thätig sind, durch die in diesem Falle transitorisch inducirten, inneren Vorgänge dirigirt (II, § 98).

Die obigen Schlussfolgerungen ergeben sich zunächst aus der Controle der Biegungsfestigkeit bei den intacten Gelenken. Denn wenn auch keine einfache Beziehung zwischen der Tragfähigkeit und den Spannungsverhältnissen besteht (II, p. 65), so wird doch durch die Verminderung der Biegungsfestigkeit

eine Abnahme, durch die Erhöhung der Biegungsfestigkeit eine Zunahme der Expansionsenergie in den activen Geweben angezeigt. Aus der Thatsache, dass nach der Verdunklung die (nach der Brücke'schen Methode II, p. 378 gemessene) Ausbiegung, welche eine bestimmte Belastung erzielt, allmählich auf $^2/_3$ bis $^2/_5$ des bisherigen Werthes zurückgeht (am Lichte also $1^1/_2$ bis $2^1/_2$ mal grösser ist), folgt somit, dass die Lichtentziehung eine ansehnliche Steigerung der Expansionsenergie veranlasst, eine Erhöhung, die im Dunkeln bestehen bleibt[1]).

Da aber in den Gelenken von Phaseolus, Trifolium, Desmodium das Maximum der Biegungsfestigkeit schon erreicht ist, wenn die durch die Verdunklung veranlasste Einkrümmung noch nicht vollständig oder soeben vollendet ist, da also die Biegungsfestigkeit bei der rückläufigen Bewegung unverändert bleibt, so muss bei letzterer eine Abnahme der Expansionsenergie in der schneller reagirenden Gelenkhälfte eintreten. Denn wenn das nicht der Fall wäre, wenn z. B. die Wiederausgleichung der ersten Einkrümmung durch die Zunahme der Expansionsenergie in der comprimirten Gelenkhälfte bewirkt würde, so müsste bei der rückläufigen Bewegung ebensogut eine Steigerung der Biegungsfestigkeit eintreten, wie bei der Einkrümmung. Käme aber die rückläufige Bewegung nur durch den Rückgang der gesteigerten Expansionsenergie in der schneller reagirenden Hälfte zu Stande, so würde die Wiederausgleichung der Krümmung mit einer messbaren Abnahme der Biegungsfestigkeit verknüpft sein. Somit kann kein Zweifel bestehen, dass die Expansionsenergie der schneller reagirenden Gelenkhälfte transitorisch über das stationäre Maass getrieben wird[2]). Ferner beweist die stationäre Erhöhung der Biegungsfestigkeit nach der Wiederausgleichung der Einkrümmung, dass durch die Verdunklung, auch in der zunächst comprimirten Hälfte, eine bleibende Steigerung der Expansionsenergie verursacht wird[3]).

Dass bei den Nachschwingungen der Tagesperiode, sowie bei den autonomen Bewegungen die eine Gelenkhälfte soviel an Expansionsenergie gewinnt, als die andere verliert, ergiebt sich daraus, dass die Biegungsfestigkeit während der Bewegungen constant bleibt (Pfeffer, l. c. p. 87). Denn, wie schon (II, p. 397) in Bezug auf die autonomen Variationsbewegungen mitgetheilt wurde, ist die Energie, mit der diese Bewegungen angestrebt werden, so ansehnlich, dass sicherlich eine nachweisbare Veränderung der Biegungsfestigkeit eintreten müsste, wenn die Bewegung auf andere Weise, z. B. dadurch erzielt würde, dass nur die Expansionsenergie einer Gelenkhälfte abwechselnd zu- und abnimmt.

---

1) Näheres bei Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 88ff.

2) Für die langsamer reagirende Gelenkhälfte gilt aller Wahrscheinlichkeit nach Gleiches.

3) Aus den mitgetheilten Thatsachen ist freilich nicht zu ersehen, ob nicht etwa durch die Verdunklung in der zunächst comprimirten Hälfte transitorisch eine gewisse Abnahme der Expansionsenergie veranlasst wird. Denn die beobachtete Veränderung der Biegungsfestigkeit (durch die nur ansehnlichere Aenderungen sicher erkennbar sind) könnte auch dadurch zu Stande kommen, dass die Expansionsenergie in der schneller reagirenden Gelenkhälfte zu gleicher Zeit in einem entsprechenden Maasse erhöht wurde. Für eine solche transitorische Senkung lässt sich aber kein bestimmtes Argument beibringen, während das Verhalten der einseitig operirten Gelenke, sowie die Analogie mit den durch Nutation ermittelten Reactionen dagegen sprechen. Vgl. II, p. 517.

Noch ansehnlicher fällt freilich die wirksame Expansionsenergie bei den photonastischen Reactionen (und den Tagesbewegungen) aus. Aus verschiedenen Versuchen mit den Primordialblättern von Phaseolus vulgaris berechnet sich z. B. aus dem Gegendruck, der zur Aequilibrirung der angestrebten Bewegung nöthig ist, dass in Folge einer Verdunklung die obere Gelenkhälfte sich mit einem Druck von 1,9 bis 5,2 Atmosphären zu verlängern strebt und dadurch die Einkrümmung des Gelenkes bewirkt. Damit ist aber nur der Ueberschuss der Spannkraft der oberen über die positiv gespannte untere Gelenkhälfte gekennzeichnet. Mit Berücksichtigung dieser Gegenspannung ergiebt sich für die obere Gelenkhälfte eine Druckspannung, die mindestens 4,9 bis 7 Atmosphären entspricht [1]).

Aus der Druckwirkung gegen das Dynamometer ist zugleich zu ersehen, dass sich der hauptsächliche Verlauf einer photonastischen Reaction auch dann in ähnlicher Weise abspielt, wenn die Ausführung der angestrebten Krümmungsbewegung unmöglich gemacht ist. Unter diesen Umständen gewinnt somit nach der Verdunklung die langsamer reagirende Gelenkhälfte endlich denselben stationären Expansionszuwachs wie in dem sich frei bewegenden Gelenke. Damit ist nicht ausgeschlossen, dass durch die Realisirung der Einkrümmung Reizwirkungen geschaffen werden, die es verursachen, dass in der comprimirten Gelenkhälfte das Expansionsstreben erst später beginnt (II, p. 516). Durch den Bau der Gelenke (II, p. 371) ist zugleich dafür gesorgt, dass bei der Verhinderung der angestrebten Krümmung die Steigerung der Expansionsenergie keinen mechanischen Zug auf die antagonistische Hälfte ausübt. Das geschieht aber bei den wachsenden Organen, und da bei diesen durch die Zugspannung das Wachsthum regulirt und somit die Ausbildung einer ansehnlichen Spannung vermieden wird, so kommt bei den Nutationskrümmungen weder eine erhebliche Steigerung der Biegungsfestigkeit, noch eine hohe Druckwirkung gegen die Widerlage zu Stande, welche die Ausführung der Krümmungsbewegung unmöglich macht [2]).

Im Einklang mit obigen Folgerungen steht das Verhalten eines Gelenkes, an dem eine der beiden antagonistischen Gelenkhälften vollständig entfernt ist (vgl. II, p. 526) [3]). Unter diesen Umständen wird nämlich in der noch vorhandenen Gelenkhälfte, gleichviel ob dieses die obere oder untere ist, durch die Abnahme der Beleuchtung eine Zunahme, durch die Steigerung der Beleuchtung eine Abnahme der Expansion, also in beiden Fällen eine Krümmung hervorgerufen. Die Nachschwingungen aber machen sich, wie es bereits aus

---

1) Näheres über diese Versuche und die angewandte Methode bei Pfeffer, l. c. p. 97ff. Vgl. auch diesen Bd. II, p. 378. Ich benutzte ein nach dem Princip der Briefwage construirtes Dynamometer. Ebenso kann man aber auch das in diesem Band p. 146 abgebildete oder das von Meischke (Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 33, p. 347) verwandte, einfache Federdynamometer anwenden. — Ueber die Intensität der Gewebespannungen siehe Bd. II, § 18. — Bd. II, p. 452 ist mitgetheilt, dass bei der mechanischen Reizung von Mimosa pudica eine sehr ansehnliche Krümmungsenergie gewonnen und zugleich eine sehr starke Verminderung der Biegungsfestigkeit verursacht wird.

2) Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 92, 111. Ueber die Aussenleistungen vgl. diesen Bd. II, § 35, p. 166.

3) Vgl. Pfeffer, l. c. p. 7, 84.

der Constanz der Biegungsfestigkeit erschlossen wurde (II, p. 523), nach der Operation durch eine entgegengesetzt gerichtete Veränderung der Expansionsenergie bemerklich. Demgemäss tritt an der in constanter Finsterniss gehaltenen Bohne in den Abendstunden ebenso eine Senkung ein, wenn nur die obere oder nur die untere Gelenkhälfte vorhanden ist. Sofern also die untere Gelenkhälfte stehen blieb, wird in den Abendstunden durch Verdunklung eine Reaction hervorgerufen, welche der Nachschwingung entgegengesetzt gerichtet ist, während im intacten Gelenk die Nachschwingung und die photonastische Reaction gleichsinnig gerichtet sind.

Die Uebereinstimmung mit den anderweitigen Erfahrungen lässt zwar vermuthen, dass die antagonistischen Gelenkhälften nach der Befreiung von ihrem Gegenpart, wenigstens in einigen Hauptzügen, ähnlich reagiren und arbeiten wie in dem unversehrten Gelenke. Die Vorgänge in diesen werden aber nicht umgekehrt mit Sicherheit durch das Verhalten der operirten Gelenke gekennzeichnet, da nachweislich in vielen Fällen das Reactions- und Actionsvermögen durch tiefere, oder auch schon durch leichtere Eingriffe erheblich modificirt wird (vgl. I, p. 17; II, § 121, 122). Wenn also z. B. nach der Operation die Verdunklung ziemlich schnell eine Expansionszunahme in der stehen gebliebenen, unteren Hälfte des Blattgelenkes von Phaseolus veranlasst, so folgt daraus nicht, dass diese Gelenkhälfte ebenso schnell in dem intacten Gelenke reagirt.

Nach dem Verhalten der entsprechend operirten Gelenke ruft die Verdunklung in den Seitenflanken des Gelenkes eine analoge Reaction hervor wie in den Schwellgeweben der Ober- und Unterseite. Jedoch entspringt aus dem Antagonismus der Seitenflanken keine Krümmung, weil in beiden die Expansionsänderung denselben Verlauf nimmt[1]). Ein solches Verhältniss besteht aber bei der am Klinostaten befindlichen Bohne auch in Bezug auf die Ober- und Unterseite des Gelenkes. Da nun diese primäre Gleichheit bei Phaseolus durch den Einfluss der Schwerkraft aufgehoben und, je nach der Angriffsrichtung dieser, die obere oder die untere Gelenkhälfte bei einer Verdunklung comprimirt wird (II, p. 508), so spricht dieses dafür, dass es sich bei den photonastischen Krümmungen dieser Pflanze nur um ein quantitativ, aber nicht qualitativ verschiedenes Reactionsvermögen der antagonistischen Gelenkhälften handelt.

Historisches. Im Anschluss an II, p. 492 sei noch bemerkt, dass Dassen[2]) Bewegungen mit und ohne Gelenke unterschied, aber nicht erkannte, dass es sich in dem einen Falle um eine Variations-, in dem anderen um eine Wachsthumsbewegung handelt. Nachdem ich[3]) dann festgestellt hatte, dass die Krümmungsbewegungen der Blüthen durch Wachsthum vermittelt werden, wurde dasselbe an einigen Laubblättern von Batalin[4]) beobachtet, der indess irrigerweise auch bei den Gelenkbewegungen Wachsthum mitwirken lässt. Der wahre

---

1) Pfeffer, l. c. p. 11.

2) Dassen, Wiegmann's Archiv f. Naturgeschichte 1838, IV. Jahrg., Bd. 1, p. 214 u. IV, 2, p. 159. Nähere Literaturangaben bei Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 163.

3) Pfeffer, Physiol. Untersuch. 1873, p. 161.

4) Batalin, Flora 1873, p. 450.

Sachverhalt wurde dann durch meine[1]) Untersuchungen festgestellt, auf welchen in der Hauptsache die obige Darstellung basirt.

Von besonderer Bedeutung für das Studium der Gelenkbewegungen war der von Brücke[2]) gelieferte Nachweis, dass in dem Blattgelenk von Mimosa pudica am Abend die Biegungsfestigkeit zunimmt, dass also die Schlafbewegungen nicht, wie die durch einen mechanischen Reiz ausgelöste Bewegung, durch die Erschlaffung der einen Gelenkhälfte zu Stande kommt. Schon früher hatte Dutrochet[3]), besonders auf Grund der Erfahrungen an einseitig operirten Gelenken angenommen, dass die Schlafbewegungen durch die entgegengesetzte Aenderung der Expansionsenergie in den beiden antagonistischen Gelenkhälften bewirkt werden. Dieser Ansicht schlossen sich mehr oder weniger Dassen (l. c.), Brücke (l. c.), Sachs[4]) an, während Millardet[5]) (allerdings auf Grund unrichtig interpretirter Experimente), sowie Bert[6]) annahmen, dass in den beiden antagonistischen Schwellgeweben eine gleichsinnige aber ungleich verlaufende Aenderung der Expansionsenergie thätig sei. Auf Grund meiner Untersuchungen (l. c.) kam ich dann zu den schon mitgetheilten Schlüssen.

Der Umstand, dass vor meinen Untersuchungen die directen photonastischen Reactionen und die Nachschwingungen bezw. die resultirenden Tagesbewegungen nicht richtig auseinander gehalten wurden, dass ferner die Ausdehnung des operativen Eingriffes von Bedeutung ist, macht es begreiflich, dass die Studien an einseitig operirten Gelenken zu widersprechenden Resultaten führten. Wird nämlich an der Oberseite des Blattgelenkes von Phaseolus das Schwellgewebe nur bis an das Gefässbündel entfernt, so tritt (wie im intacten Gelenk) bei Verdunklung eine Senkung des Blattes ein, die aber offenbar dadurch erzielt wird, dass die Expansionsenergie des noch vorhandenen Restes des oberen Schwellgewebes die Energie der unteren Gelenkhälfte übertrifft. Denn wenn so weit wegpräparirt wird, dass mindestens das gesammte Schwellgewebe (aber nicht das Gefässbündel) beseitigt ist, das sich oberhalb der durch die Mitte des Gefässbündelstranges gelegten Ebene befindet (vgl. Fig. 32, p. 371), so ergiebt sich bei der Verdunklung eine Hebung des Blattes, es wird also eine Zunahme der Expansionsenergie in der unteren Gelenkhälfte angezeigt[7]). Offenbar hat eine ungenügende Beseitigung des oberen Schwellgewebes

---

1) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875. — Die Annahme von A. Burgerstein (Oesterreich. Botan. Zeitschrift 1901, Nr. 6), das Oeffnen der Blüthen werde nicht durch Wachsthum, sondern durch Turgordehnung bewirkt, muss entweder auf einem Irrthum oder auf einer unklaren Auffassung beruhen. Denn factisch ist echtes Wachsthum als Mittel der Bewegung empirisch sichergestellt. [Ebenso ist es mir unverständlich, wie Burgerstein (Ueber die Bewegungserscheinungen der Perigonblätter von Tulipa und Crocus 1902) aus seinen Argumentationen folgern kann, dass die Bewegungen der Blumenblätter von Crocus und Tulipa nicht durch Wachsen ausgeführt werden, das doch stets vorliegt, wenn eine bleibende Verlängerung eintritt. Wie das Wachsen zu Stande kommt, ist immer eine besondere Frage.]

2) E. v. Brücke, Müller's Archiv f. Anatomie u. Physiologie 1848, p. 440.

3) Dutrochet, Réch. anatom. et physiolog. s. l. structure intime d. animaux et d. végétaux 1824, p. 134. Nähere Literaturangaben bei Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 6, 163; Physiol. Untersuch. 1873, p. 3. Vgl. auch Schwendener (1896), Gesammelte Botanische Mittheilung. Bd. 2, p. 219.

4) Sachs, Botan. Zeitung 1857, No. 46 u. 47.

5) Millardet, Nouvell. recherch. s. l. périodicité d. l. tension 1869, p. 31, 48.

6) P. Bert, Mémoir. d. l. soc. d. scienc. physiqu. et naturell. d. Bordeaux 1870, p. 51 des Separat. Vgl. Pfeffer, l. c. 1875, p. 7.

7) Wenn also an dem ungenügend operirten Gelenke die Verdunklung eine Verkürzung des unteren Blattgelenkes verursacht, so kann man durch Vervollständigung

verursacht, dass Schwendener[1]) und Jost[2]) bei Phaseolus nach der Verdunklung eine Senkung des Blattes fanden. In gleicher Weise dürfte es wohl auch zu erklären sein, dass Schwendener (l. c.) an einigen anderen operirten Pflanzen in Folge der Verdunklung eine Verkürzung derjenigen Gelenkhälfte beobachtete, die im intacten Gelenk zunächst comprimirt wird[3]). Für diese Gelenkhälfte ist also noch in keinem Falle sichergestellt, dass sie, nach völliger Beseitigung der Wirkung des Gegenparts, durch die directe Reizwirkung der Lichtentziehung zu einer Verkürzung veranlasst wird. Auch an den operirten Gelenken von Robinia pseudacacia und Porliera hygrometrica fand neuerdings Pantanelli[4]), dass beide Gelenkhälften auf Verdunklung gleichsinnig reagiren.

Da aber, insbesondere durch einen Uebergangsreiz, sehr wohl specifisch verschiedene Reactionen veranlasst werden können (II, p. 517), so ist nicht ausgeschlossen, dass es Pflanzen giebt, bei welchen durch die Verdunklung in den beiden antagonistischen Geweben (dasselbe gilt für die Nutationsbewegungen) eine entgegengesetzte Reaction ausgelöst wird. Auch ist es wohl möglich, dass die durch die Verdunklung hervorgerufene Uebergangsreizung eine vorübergehende Expansionssteigerung und Krümmungsbewegung verursacht, ohne dass eine Erhöhung der stationären Expansionsenergie und damit der Biegungsfestigkeit eintritt. Thatsächlich scheint sich bei manchen Pflanzen im Dunkeln nur eine geringe Erhöhung der (stationären) Biegungsfestigkeit einzustellen[5]). Ebenso ist es auch nicht nöthig, dass das Wachsthum in constanter Finsterniss dauernd ansehnlich gesteigert ist, wenn das Organ in Folge der Verdunklung eine transitorische Wachsthumsbeschleunigung erfährt und eine ansehnliche Nutationskrümmung ausführt (vgl. II, § 103).

---

der Operation erzielen, dass dasselbe Gelenk auf denselben Reiz mit einer Verlängerung antwortet, wie Dr. Giessler und dann Dr. Wiedersheim in zahlreichen (noch nicht veröffentlichten) Experimenten an dem Blattgelenk des Primordialblattes von Phaseolus multiflorus fanden. Dieses Resultat tritt an der in dampfgesättigter Luft befindlichen Pflanze ebenso ein, wenn die Wundfläche frei oder mit nassem, plastischen Thon bedeckt ist, gleichviel, ob das Blatt sich bewegen kann, oder ob durch ein Dynamometer die Ausführung der angestrebten Bewegung unmöglich gemacht ist. Diese Resultate bestätigten vollständig meine früheren (1875) Untersuchungen, in welchen stets mit Vorbedacht sehr weitgehend operirt wurde. Die verschiedenen Pflanzen, mit denen ich experimentirte, sind in meinen Periodischen Bewegungen p. 8 namhaft gemacht.

1) S. Schwendener (1898), Gesammelte Botan. Mittheilung. Bd. 2, p. 246.

2) L. Jost, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 31, p. 370.

3) Bei Mimosa pudica stimmen übrigens die von Schwendener (1897, l. c. p. 229) an den einseitig operirten Gelenken beobachteten Bewegungen mit dem Gange überein, der im Tageswechsel eintritt, wenn die Nachwirkungsbewegungen nicht durch zu starke photonastische Wirkungen gestört werden. Thatsächlich habe auch ich eine sehr vollständige abendliche Senkung dann constatirt, wenn, wie es bei Schwendener stets der Fall war, den secundären Blattstielen Bewegungsfreiheit geboten war (vgl. II, p. 506).

4) E. Pantanelli, Studii d'anatomia e fisiologia sui pulvini motori 1901, p. 225, 230.

5) Die Versuche, welche Schwendener (l. c. p. 236) an der chloroformirten Mimosa anstellte, sind nicht einwandsfrei, da Chloroformirung sehr wohl verschiedene Einflüsse ausüben kann und thatsächlich die Biegungsfestigkeit etwas steigert (vgl. Pfeffer, Physiol. Untersuch. 1873, p. 65). Uebrigens ist es nicht schwer, bei Mimosa die Biegungsfestigkeit zu bestimmen, wenn man vorsichtig bei einer Temperatur arbeitet, bei der die Schlafbewegungen vollständig ausgeführt werden, die Pflanze aber für Stossreize nicht allzu empfindlich ist.

Innere Ursachen. So lange unbekannt ist, warum und wie durch Licht, Temperatur u. s. w. die Zuwachsbewegung verlangsamt oder beschleunigt wird (vgl. II, p. 116), so lange kann man auch nicht eine völlige Aufklärung der Processe erhoffen, die den transitorischen oder stationären Veränderungen desjenigen Wachsthums zu Grunde liegen, durch das die photonastischen, thermonastischen etc. Krümmungen bewirkt werden. Uebrigens sind die maassgebenden Factoren auch bei anderen Krümmungsbewegungen noch nicht aufgehellt. Indessen ist es auch in Bezug auf die uns hier beschäftigenden, aitionastischen Bewegungen gewiss, dass die Veränderung der Wachsthumsthätigkeit nicht einfach durch die Steigerung oder Verminderung des Turgors bewirkt wird (II, p. 374, 432, 462, § 130).

Ferner lässt sich nicht ohne weiteres behaupten, dass die Variationsbewegungen durch eine entsprechende Veränderung des osmotischen Drucks vermittelt werden, da eine Veränderung der Expansionsenergie, und somit der hierdurch erzielten Erfolge, auch in anderer Weise, nämlich durch die Modification der elastischen Eigenschaften der Zellhaut, möglich ist (vgl. II, p. 375). Aus dem Umstand, dass Hilburg[1]) auf plasmolytischem Wege in den activen Schwellgeweben der Gelenke keine Veränderung des Turgors nachzuweisen vermochte, lässt sich indess aus den früher (II, p. 377) angegebenen Gründen nicht folgern, dass die photonastischen, thermonastischen u. s. w. Variationskrümmungen nicht durch Steigerung oder Verminderung der Turgorenergie bewirkt werden. Die von Hilburg (l. c.) ermittelte Thatsache, dass bei der geotropischen und heliotropischen Reaction der Gelenke eine Verschiebung der Turgorenergie (um ca. 1 Proc. Kaliumnitrat) eintritt, sagt also nur, dass die ausgelösten Processe in diesen und den photonastischen etc. Reactionen in irgend einer Weise verschiedenartig sein müssen. So gut wie Geotropismus und Photonastie können natürlich auch bei einer aitionastischen Reaction in demselben Gelenk Variation und Nutation zusammenwirken, selbst dann, wenn beiden eine verschiedenartige mechanische Vermittlung zu Grunde liegt.

Derzeit bedarf es keiner besonderen Erörterung, dass die Schlafbewegungen nicht etwa, wie Bert[2]) annahm, einfach die Folge von Turgorschwankungen sind, welche dadurch bewirkt werden, dass, in Folge der Kohlensäurezersetzung, in den Gelenken am Tage Glycose angehäuft wird, die während der Nacht allmählich schwindet. Dass diese Ansicht irrig ist, geht zur Genüge daraus hervor, dass die Tagesbewegungen auch in kohlensäurefreier Luft und dass die Nachwirkungsbewegungen im Dunkeln, also beide bei Ausschluss der Kohlensäureassimilation fortgesetzt werden.

---

1) C. Hilburg, Untersuch. a. d. Botan. Institut zu Tübingen 1881, Bd. 1, p. 23. — Aus dem Umstande, dass nach Hilburg der Turgor in den Zellen des Schwellgewebes beim Aufenthalt in Wasser, aber nicht beim Liegen in einer Lösung von Kaliumnitrat und einigen andern Salzen zurückgeht, lässt sich in unserer Frage kein bestimmter Schluss ziehen. Vgl. Bd. I, § 17.

2) P. Bert, Compt. rendus 1878, Bd. 87, p. 421; z. Th. schon in Mémoires d. l. soc. d. sienc. physic. et naturell. d. Bordeaux 1870, Bd. 8, p. 53. Vgl. auch das Referat in Bot. Ztg. 1879, p. 187. — Die Speculationen von C. Kraus (Flora 1877, p. 73) sind ohne Bedeutung.

Abschnitt V.

Die Beeinflussung der aitionastischen Krümmungsbewegungen durch die Aussenbedingungen.

§ 105.

In demselben Sinne wie alle vitale Thätigkeit sind auch die autogenen und aitiogenen Bewegungsvorgänge von der Aussenwelt abhängig. Die allgemeinen Erörterungen in § 20 und 21 dieses Bandes (vgl. auch II, § 63) gelten also nicht nur für die Nutations- sondern auch für die Variationsbewegungen und ebenso für die stationären, wie für die transitorischen Reactionen.

Da aber die Modification der Wachsthumsthätigkeit und der Spannungsverhältnisse auffälliger ist, wenn sie durch eine Krümmung angezeigt wird, so sind besonders die schnell verlaufenden Krümmungsreactionen sehr geeignet, die Abhängigkeit der Thätigkeit von den Aussenbedingungen zu demonstriren. So ist z. B. bei den Reizbewegungen der Blätter von Mimosa pudica, der Staubfäden der Cynareen u. s. w. leicht zu verfolgen, dass die Pflanze bei einer bestimmten (optimalen) Temperatur am schnellsten und ausgiebigsten reagirt, dass sie aber bei genügender Erniedrigung oder Erhöhung der Temperatur in einen Starrezustand (Kälte- oder Wärmestarre, II, p. 78) verfällt, der durch die Wiederherstellung einer günstigen Temperatur sogleich oder nach einiger Zeit wieder aufgehoben wird, sofern der verlängerte Aufenthalt in den ungünstigen Bedingungen nicht schädigend gewirkt hat (vgl. II, § 63). Analoge Erfolge lassen sich bei partieller oder totaler Entziehung des Sauerstoffs, bei Herabsetzung des Turgescenzzustandes, bei der Einwirkung von Aether oder Chloroform etc. beobachten.

In jedem Falle ist wohl zu beachten, dass nicht nur durch die unerlässlichen formalen Bedingungen, sondern auch durch anderweitige Factoren die Reactions- und Actionsfähigkeit (also die Stimmung) modificirt wird, und Reizungen veranlasst werden können. So ist es z. B. für das Gedeihen der Mimosa pudica nicht nothwendig, dass die so auffälligen seismonastischen Reizbewegungen der Blattgelenke ausgelöst werden, und die Stimmung dieser und anderer Pflanzen wird nicht nur durch die Temperatur etc., sondern auch durch Chloroform, Aether u. s. w. beeinflusst, also durch Stoffe, die der Pflanze unter normalen Verhältnissen nie begegnen. Uebrigens ist bereits (I, § 3; II, § 77) allgemein erörtert, dass und warum der Tonus durch verschiedenartige Einflüsse und Combinationen in mannigfacher Weise verändert wird. Zu den besonderen Fällen gehört u. a. auch, dass die Contactreizbarkeit von Cuscuta am Klinostaten sistirt wird (II, p. 418), und dass in den Blattgelenken von Phaseolus die Bedingungen für eine photonastische Krümmungsreaction erst durch die einseitige Wirkung der Schwerkraft geschaffen werden[1]).

---

1) Vgl. II, p. 508. An dieser Stelle ist auch darauf hingewiesen, dass verschiedene Factoren durch die Induction einer labilen oder stabilen Dorsiventralität die Bedingungen für eine aitionastische Krümmungsreaction herstellen können.

Weitere Beispiele für besondere Eigenthümlichkeiten werden wir noch bei Besprechung der tropistischen Bewegungen (II, § 121, 122) kennen lernen. Allgemein wird aber die Stimmung durch die formalen Bedingungen modificirt, deren Veränderung, sofern die geeignete physiologische Dorsiventralität vorhanden ist, eine photonastische, thermonastische u. s. w. Krümmungsbewegung veranlasst. Dass es sich auch bei diesen Bewegungen, die durch den Uebergang in eine neue Gleichgewichtslage zu Stande kommen, um eine Reizbewegung handelt, ist schon früher (I, p. 15) erörtert. Ferner ist schon hervorgehoben, dass ausserdem durch den plötzlichen Uebergang eine transitorische Reizung eintreten kann, und dass dasselbe Agens, ausser durch den diffusen, auch durch den einseitigen (tropistischen) Angriff besondere Reizwirkungen (also auch Stimmungsänderungen) verursachen kann.

Sofern die verschiedenen Fähigkeiten und Actionen in ungleichem Grade beeinflusst werden, ist es unter Umständen möglich, eine Partialfunction zu hemmen und einen gewissen Aufschluss über die Beziehungen der sensorischen und motorischen Processe zu gewinnen. Es sei hier nur daran erinnert, dass bei dem Blatt von Mimosa pudica durch dauernde Erschütterung nur die mechanische Reizbarkeit ausgeschaltet wird (II, § 90), und dass diese bereits durch eine Temperaturerniedrigung und eine Chloroformwirkung sistirt wird, durch welche die autonomen Bewegungen und die Tagesbewegungen nicht zum Stillstand gebracht werden. Diese letzteren hören aber bei Verdünnung der Luft früher auf, als die Befähigung zur Auslösung der mechanischen Reizung (II, p. 533).

Wird aber durch die Aussenverhältnisse die Auslösung der Reaction verhindert, während die Wachsthumsthätigkeit, überhaupt die mechanischen Mittel, zur Ausführung der Action zur Verfügung stehen, so muss dieses Resultat durch irgend eine Verschiebung oder Hemmnng in den sensorischen (den perceptorischen oder ductorischen) Processen bedingt sein (II, § 77). Durch eine derartige Beeinflussung wird es also erzielt, dass bei einer allmählichen Verdünnung der Luft zunächst die heliotropische, weiterhin die geotropische Reizreaction und erst bei noch grösserer Sauerstoffarmuth die Wachsthumsthätigkeit erlöschen (II, p. 533).

Ferner beweist die Thatsache, dass das Blatt von Mimosa pudica auch dann in die Ausgangslage zurückkehrt, wenn die Wiederkehr der Stossreizbarkeit durch Chloroform, niedere Temperatur, Erschütterung verhindert ist (II, § 90), dass die rückregulatorische Thätigkeit nicht an die Existenz der Stossreizbarkeit gekettet ist. Die Sistirung der Reactionsfähigkeit durch Chloroform etc. muss aber auf der Modification oder Ausschaltung irgend eines Gliedes der sensorischen Processe beruhen, da in den Gelenken durch die Rückregulation die Spannkraft, also die potentielle Energie wiedergewonnen wird, durch deren Activirung die seismonastische Reizbewegung ausgeführt wird.

Ohne Frage wird es fernerhin mehrfach gelingen, aus den Erfahrungen über die Beeinflussung der Reactionen durch bestimmte Eingriffe eine gewisse Einsicht in den Reizprocess zu gewinnen. Was wir bis dahin wissen, ist bereits und wird bei der näheren Besprechung der Reizprocesse mitgetheilt (vgl. z. B. II, Kap. XIII). Im Folgenden sollen aber nur einige Thatsachen,

insbesondere in Bezug auf die specifisch verschiedene Abhängigkeit der Reactionsfähigkeit von gewissen Factoren, besprochen werden[1]).

Temperatur. Wie und warum bei gewissen Pflanzen in Folge des Temperaturwechsels eine thermonastische Bewegung durch die stationäre Verschiebung der Gleichgewichtslage oder auch durch eine transitorische Reaction verursacht wird, ist im vorigen Abschnitt dargelegt (vgl. namentlich II, § 99). Dabei ist bereits hervorgehoben, dass die Reactions- und Actionsfähigkeit in allen Fällen, also sowohl bei den durch die Temperaturveränderung, als auch bei den durch ein anderes Agens ausgelösten Reizungen, in der üblichen Weise (II, § 22) von der herrschenden Temperatur abhängen. Demgemäss haben Optimum, Maximum und Minimum auch in Bezug auf die aitionastischen Reactionen eine specifisch verschiedene Lage. So lässt sich z. B. bei 0—4 C. bei den Blüthen von Crocus eine thermonastische, bei den Blättern und Blüthen verschiedener anderer einheimischer Pflanzen eine photonastische Reizbewegung auslösen. Auch reagiren z. B. die Staubfäden von Berberis schon bei ziemlich niedriger Temperatur auf eine kräftige Berührung. Durch letztere werden aber die Blätter von Mimosa pudica[2]) nicht mehr gereizt, wenn die Temperatur unter 15 C. gesunken ist, während unter diesen Umständen die Schlafbewegungen und autonomen Bewegungen dieser Pflanze noch in merklicher Weise fortgesetzt werden.

Vorübergehende Wärmestarre trat in den Versuchen von Sachs (l. c. p. 453) bei 40 C. in 1 Stunde, bei 45 C. in $^1/_2$ Stunde, bei 49—50 C. in sehr kurzer Zeit ein. Wenn Pflanzen, die bei 40 C. noch reizbar waren, nach dem Zurückbringen in eine normale Temperatur vorübergehend starr wurden, so ist dieses vermuthlich eine Folge davon, dass der plötzliche Wechsel transitorisch eine interne Störung hervorrief.

Licht. Sofern sich die Organe im Dunkeln normal oder doch in zureichender Weise entwickeln (vgl. II, § 24, 26), so scheinen auch in ihnen die aitionastischen und tropistischen Reactionsfähigkeiten ohne die Mithilfe des Lichtes ausgebildet zu werden. So reagiren z. B. die im Dunkeln erzogenen Blüthen von Crocus und Tulipa (II, p. 104) energisch auf Temperaturschwankungen. Ferner sind die im Dunkeln entwickelten Ranken (II, p. 420), sowie die Staubfäden der im Dunkeln entfalteten Blüthen von Cynara scolymus[3]) empfindlich gegen mechanische Reize. Ja sogar in den Blättern von Mimosa pudica wird die seismonastische und die photonastische Reizbarkeit dann ausgebildet, wenn sie im Dunkeln unter bestimmten Bedingungen zu einer ansehnlichen Entwickelung gebracht werden (vgl. diesen Bd., p. 101).

Das Licht ist aber natürlich für die Ausbildung und die Erhaltung der

---

1) Auf die Bedeutung des Turgescenzzustandes, der sich aus II, § 100 u. 33 ergiebt, wird im Folgenden nicht eingegangen.

2) Sachs, Flora 1863, p. 451. An dieser Stelle sind die älteren Untersuchungen von Dutrochet citirt. — Einige weitere Angaben über die Abhängigkeit verschiedener aitionastischer Bewegungen von den Aussenbedingungen finden sich in den in § 86 bis 104 citirten Schriften von Kabsch, Morren u. s. w. Vgl. auch Hansgirg, Physiolog. u. Phycophytolog. Untersuchung. 1893, p. 62. — Ueber autonome Krümmungsbewegungen vgl. Bd. II, § 81; über Schwärmbewegungen II, § 141.

3) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 64.

Reactionsfähigkeit dann unerlässlich, wenn es zur Anregung oder zur Unterhaltung des actionsfähigen Zustandes nothwendig ist (vgl. II, § 23—26). Das ist z. B. bei den zu Variationsbewegungen befähigten (ausgewachsenen) Blättern der Fall, deren Gelenke demgemäss bei continuirlicher Lichtentziehung allmählich in einen Starrezustand (II, p. 78) verfallen[1]). Dieser pflegt im Dunkeln bei Mimosa pudica in 3—6 Tagen einzutreten. Analog verhalten sich andere Bewegungsgelenke, jedoch machen sich die specifischen Eigenthümlichkeiten unter anderm darin bemerklich, dass Mimosa pudica mit der Zeit auch schon in einer sehr gedämpften Beleuchtung starr wird, die bei der minder lichtbedürftigen Oxalis acetosella zur dauernden Unterhaltung des phototonischen Zustandes ausreicht.

Der Starrezustand der Bewegungsgelenke wird in den auf die Ausnutzung des Lichtes angewiesenen Blättern offenbar dadurch herbeigeführt, dass sich im Dunkeln allmählich ein pathologischer Zustand einstellt, der endlich das Absterben verursacht[2]). Da nun die Blätter trotz der Beleuchtung auch dann benachtheiligt und geschädigt werden, wenn ihnen durch den Aufenthalt in kohlensäurefreier Luft die Kohlensäureassimilation unmöglich gemacht ist, so dürfte der pathologische Zustand im Dunkeln wohl zum guten Theil dadurch verursacht werden, dass die Blätter dauernd verhindert sind, ihre normale physiologische Function auszuüben[3]). Jedenfalls wird der Starrezustand in den Gelenken, ebenso wie in den wachsthumsfähigen Organen nicht einfach durch den Mangel an organischer Nahrung herbeigeführt (vgl. II, § 26). Denn thatsächlich tritt die Dunkelstarre ohne eine Senkung des Turgors (Pfeffer, l. c. p. 68) und in manchen Fällen auch schon dann ein, wenn die Blätter noch reichlich mit Nahrung versehen sind (Pfeffer, l. c. p. 64). Es ist aber verständlich, dass das ausgewachsene Blatt sich nicht mehr den im Dunkeln gebotenen Bedingungen accommodirt, obgleich sich, aber auch nur unter ganz bestimmten Umständen, ein ansehnliches und reactionsfähiges Blatt entwickeln kann.

Mit dem Obigen steht auch in Einklang, was bis dahin über die Beeinflussung der Variationsbewegungen durch farbiges Licht bekannt ist. Denn wenn auch die vorliegenden Untersuchungen[4]) nicht genügend kritisch durchgeführt sind, um ein abschließendes Urtheil zu gestatten, so geht doch aus ihnen hervor, dass der phototonische Zustand sowohl durch die stärker brechbare, als auch durch die schwächer brechbare Hälfte des Spectrums erhalten wird. Wenn nun auch die blauen und violetten Strahlen (analog wie bei nutirenden

1) Sachs, Flora 1863, p. 499, und die dort citirte Literatur; Jost, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 457. — Nach Jost (l. c. p. 469) erlischt zwar vielfach, aber nicht immer zuerst die Contactreizbarkeit, vielmehr schwindet zuweilen zuerst die photonastische Reizbarkeit. Auch tritt (Jost, l. c. p. 465) die Dunkelstarre in der höheren Temperatur nicht immer schneller ein.

2) Pfeffer, l. c. p. 64; Jost, l. c. p. 457.

3) Vgl. diesen Bd. II, p. 114 u. 279.

4) Lit. Daubeny, Philosoph. Transactions 1836, I, p. 519; P. Bert, Mémoir. d. l'Academ. d. Bordeaux 1871, p. 28 d. Sep.; W. P. Wilson. Contribut. from the Botanical Laboratory of Pennsylvania 1892, Bd. 1, p. 71; J. M. Macfarlane, Botan. Centralbl. 1895, Bd. 61, p. 136. — Vgl. diesen Bd. II, § 27, wo, neben den allgemeinen Erfahrungen über die Bedeutung der Spectralbezirke für das Wachsthum, auch (p. 118) die Angaben über die eigenthümliche Wirkung der grünen Strahlen mitgetheilt sind.

Organen) stärker photonastisch wirken, so reicht doch die photonastische Wirksamkeit der rothen und gelben Strahlen aus, um die Schlafbewegungen der Blätter hervorzurufen. Ebenso wie bei dem Vergleich von schwacher und starker Beleuchtung macht sich auch bei dem Vergleich von blauem und rothem Licht ein gewisser Unterschied in dem zeitlichen Beginn, in dem Verlauf der Schlafbewegungen und in Bezug auf die mittlere Gleichgewichtslage der Blätter bemerklich. Analoge Differenzen werden auch bei den Nutationsbewegungen der grünen und nicht grünen Organe gefunden. So pflegen sich die Blüthen im rothen Licht (analog wie bei matter Beleuchtung) minder weit zu öffnen, als im blauen Licht[1]).

Sauerstoff. Bei den aeroben Organismen, mit denen wir es hier allein zu thun haben, pflegt die Befähigung zu aitionastischen und tropistischen Reactionen, sowie zu autonomen Krümmungsbewegungen, sogleich nach der völligen Entziehung des freien Sauerstoffs sistirt zu sein[2]). Jedoch tritt dieser Starrezustand erst nach einiger Zeit bei den Tentakeln von Drosera ein, in denen nach Correns zunächst (analog wie bei dem Muskel), trotz des Fehlens von Sauerstoff, durch mechanische und chemische Reize eine Krümmungsbewegung auslösbar ist (vgl. I, p. 581). Aber auch bei den Blättern von Mimosa pudica lässt sich unmittelbar nach der Evacuation eine allerdings schwache, seismonastische Reizreaction bei so starker Luftverdünnung hervorrufen, dass diese Auslösung möglicherweise ohne die Mitwirkung des freien Sauerstoffs zu Stande kommt (Correns, l. c. p. 96, 144).

Jedenfalls erlischt bei Mimosa pudica die mechanische Reizbarkeit bei viel geringerer Sauerstoffspannung, als die photonastische Reizbarkeit, die bei Mimosa, sowie bei den anderen von Correns untersuchten Pflanzen aufhört, wenn die Luft bis zu einem Quecksilberdruck von 15—35 mm verdünnt ist[3]). Bei einem Luftdruck von 15—30 mm Quecksilber reagirten auch die von Correns (l. c. p. 126) untersuchten Ranken nicht mehr auf Berührung. Bei den Ranken scheint aber das Wachsthum erst bei einer höheren Luftverdünnung zu erlöschen, da eine inducirte Reizbewegung noch ein wenig in einer stärker verdünnten Luft fortgesetzt wird, in welcher die Perception des Reizes nicht erfolgt. Eine solche Nachwirkung konnte dagegen Correns (l. c. p. 136) nicht beobachten, als er Keimstengel nach geotropischer oder heliotropischer Induction in eine verdünnte Luft brachte, in welcher diese Reize nicht percipirt werden. Beachtenswerth ist aber, dass bei dem Keimstengel von Helianthus annuus, der vielleicht ein wenig ohne Sauerstoff wächst[4]), eine geotropische Reizbewegung

1) A. Hansgirg, Physiolog. u. Phycophytolog. Untersuch. 1893, p. 60.

2) Lit. C. Correns, Flora 1892, p. 87; Sachs, Flora 1863, p. 501; Kabsch, Bot. Zeitung 1862, p. 341; Dutrochet, Mémoires d. végétaux et d. animaux. Bruxelles 1837, p. 186, 259. Vgl. dieses Buch Bd. I, p. 580; Bd. II, p. 131 u. § 121, 148.

3) Correns, l. c. p. 117. Das Gesagte gilt für Variations- und Nutationsbewegungen. Es ist aber nicht näher untersucht, ob die aitionastischen Krümmungsbewegungen früher aufhören, als die Zuwachsbewegung, und ob ferner etwa die transitorischen Auslösungen schon bei höherer Sauerstoffdichte erlöschen, als die stationären Krümmungsreactionen.

4) Vgl. Bd. I, p. 581. [Nach A. J. Nabokich (Beiheft z. Botan. Centralbl. 1902, Bd. 13, p. 272) wächst Helianthus recht ansehnlich ohne freien Sauerstoff.]

noch bei einer sehr weitgehenden Evacuation ausgelöst wird, während die heliotropische Reizbewegung nicht mehr zu Stande kommt, wenn der Luftdruck unter 7,5 mm Quecksilber sinkt. Ebenso ist der Keimstengel von Sinapis alba bis zu einem Luftdruck von 30—37,5 mm, zu einer geotropischen, aber nur bis zu einem Luftdruck von 45 mm Quecksilber zu einer heliotropischen Reaction befähigt. Durch eine entsprechende Luftverdünnung lässt sich also erzielen, dass eine Pflanze zwar geotropisch, aber nicht heliotropisch reagirt. Wird aber die Pflanze in einer verdünnten Luft, in welcher keine Reaction erfolgt, dem geotropischen oder heliotropischen Reiz ausgesetzt, so ist nach der Rückkehr in den normalen Luftdruck keine Nachwirkungsbewegung zu beobachten. Es unterbleibt also insbesondere die heliotropische Induction bei einer Luftverdünnung, bei welcher durch das Wachsthum und die Auslösung der geotropischen Krümmung angezeigt wird, dass die Pflanze actionsfähig ist. Da nun in einer solchen Luft auch eine in Gang gesetzte heliotropische Krümmungsbewegung zum Stillstand kommt, so muss man annehmen, dass unter diesen Umständen sowohl die Perception des heliotropischen Reizes, als auch die Auslösung der Action durch die ductorischen Processe unmöglich ist.

In Bezug auf die Aenderung der Gleichgewichtslage durch die Luftverdünnung siehe II, p. 462. Ueber die transitorische Reizung durch die Verminderung des Luftdruckes bezw. der Partiärpressung des Sauerstoffes vgl. II, p. 465. Nach dem, was früher (I, p. 547; II, p. 131) über die Bedeutung der Partiärpressung des Sauerstoffes für Wachsthum und Athmung gesagt wurde, ist es begreiflich, dass auch die hier besprochenen Reizvorgänge durch die Uebertragung der Pflanze in reinen Sauerstoff (bei gewöhnlichem Luftdruck) nicht wesentlich beeinflusst werden [1]. Die schädliche Einwirkung von Sauerstoff, die Kabsch (l. c.) in einigen Fällen beobachtete, ist offenbar durch die Verwendung von unreinem Sauerstoffgas herbeigeführt worden. Ferner soll nach Kabsch (l. c.) in Stickoxydul die Reizbarkeit erhalten bleiben, was nach Correns (l. c. p. 108, 150) bei Berberis nicht zutrifft. Da aber nach A. Borzi (Rivista d. Scienze Biologiche 1899, Fasc. IV; Botan. Centralbl. 1899, Bd. 80, p. 351) Mimosa in Stickoxydul zunächst starr, nach einiger Zeit aber wieder beweglich wird, so werden erneute Studien Aufklärung schaffen müssen. — Ueber den schädlichen Einfluss der Kohlensäure vgl. Correns, l. c. p. 109, 121, 130, sowie dieses Buch Bd. I, p. 316; Bd. II, p. 333.

Aether, Chloroform. Nachdem früher (II, § 94) die Auslösung von stationären und transitorischen Krümmungsreactionen durch verschiedenartige chemische Reize behandelt wurde, haben wir nur kurz auf die Beeinflussung der übrigen aitionastischen Bewegungen durch chemische Agentien hinzuweisen. Wir lassen dabei ausser Acht, dass sicherlich auch diese Bewegungen durch alle diejenigen Stoffe beeinträchtigt werden, welche bei genügend intensiver Einwirkung eine gewisse oder eine totale Hemmung von Partialfunctionen und schliesslich das Absterben bewirken (II, p. 338 ff.), und gehen nur auf diejenigen Erfahrungen über Anaesthetica ein, welche in dem früher (II, p. 530) gekennzeichneten Sinn einige Bedeutung für die Separation von Reactionen und für die Beurtheilung des Reizprocesses haben [2].

---

1) Correns, l. c. p. 109, 120, 150.

2) Lit. über den Einfluss verschiedener Körper bei Göppert, De acidi hydrocyanici vi in plantas commentatio 1827; Marcet, Biblioth. universelle d. Genève

Schon lange ist bekannt, dass die Reizbarkeit der Mimosa pudica, sowie der Staubgefässe von Berberis, durch die Dämpfe von Aether und Chloroform sistirt wird (vgl. z. B. Bert, l. c.). Ein ähnliches Verhalten wurde unter andern für die Blätter von Dionaea[1], die Narben von Bignonia und Catalpa[2], sowie für die Staubgefässe der Cynareen festgestellt. Auch ist bereits (II, p. 530) hervorgehoben, dass ein mässiges Chloroformiren zwar die mechanische Reizbarkeit, aber nicht die Tagesbewegungen und die autonomen Bewegungen der Blätter und Blättchen von Mimosa pudica zum Stillstand bringt. Ob diese Bewegungen bei allen Pflanzen durch Aetherisiren und Chloroformiren vollständig ausgeschaltet werden können, ohne dass eine Schädigung des Organismus eintritt, ist noch nicht näher untersucht. In der That scheint vielfach eine völlige Sistirung der Reizbarkeit der Ranken, der photonastischen und thermonastischen Nutationsbewegungen, sowie überhaupt der Zuwachsbewegung[3] erst bei einer Aether- oder Chloroformwirkung einzutreten, die bei etwas längerer Einwirkung eine Schädigung des Organismus herbeiführt.

Durch die bisherigen Untersuchungen ist noch nicht entschieden, ob durch Chloroform oder Aether bei den Ranken, bei den Tentakeln von Drosera[4] u. s. w. zuerst die Sensibilität (die Perceptionsfähigkeit etc.) oder die Wachsthumsthätigkeit unterdrückt wird. Dagegen wird nach Czapek[5] durch Chloroformwirkung die geotropische Motilität (Reactionsthätigkeit und Reactionsfähigkeit) ansehnlicher und früher unterdrückt, als die geotropische Sensibilität. Desshalb ist es möglich, bei Anwendung der richtigen Chloroformconcentration den Keimwurzeln von Vicia faba und Lupinus albus eine geotropische Reizung zu induciren, die zur Folge hat, dass nach Beseitigung des Chloroforms eine geotropische Nachwirkung eintritt. Ein ähnlicher Erfolg wurde auch mit Kohlensäure, Coffein und einigen anderen Stoffen, sowie bei Anwendung niedriger Temperatur (II, § 121) erhalten. Andererseits ist bereits (II, p. 443, 530) hervorgehoben, dass und warum bei Mimosa (und vermuthlich bei den sich ähnlich verhaltenden Objecten) die

---

Archiv 1848, Bd. 60, p. 204; P. Bert, Mémoir. d. l'Academie d. Bordeaux 1866, p. 30; Cl. Bernard, Leçons s. l. phénomènes d. l. vie 1885 II. Aufl., Bd. I, p. 258; Tassi, Nuovo giornale botanico italiano 1887, Bd. 9, p. 30; P. Krutickij, Botan. Centralbl. 1889, Bd. 39, p. 379; A. Borzì, L'apparato di moto delle Sensitive 1899; G. Paoletti, Nuov. giornal. botanic. italiano 1892, Bd. 24, p. 65. In diesen Arbeiten ist die übrige Literatur citirt. Vgl. ferner dieses Buch II, 121, 148.

1) Ch. Darwin, Insectenfressende Pflanzen 1876, p. 275.

2) Heckel, Compt. rend. 1874, Bd. 79, p. 702.

3) Ueber die Beeinflussung der Zuwachsbewegung vgl. z. B. W. Detmer, Landwirthschaftl. Jahrb. 1882, Bd. 11, p. 227; C. O. Townsend, Annals of Botany 1897, Bd. 11, p. 522, sowie dieses Buch Bd. II, § 30. Ob, analog wie bei der Zuwachsbewegung (Bd. II, p. 130), durch eine schwache Aetherwirkung eine transitorische Beschleunigung der Krümmungsthätigkeit erzielt werden kann, ist noch nicht untersucht.

4) Wenn Ch. Darwin (Kletternde Pflanzen 1876, p. 138) eine Aufhebung der Reizbarkeit der Ranken durch Aether nicht beobachtete, so ist damit nicht ausgeschlossen, dass bei stärkerer Aetherwirkung ein Erfolg erzielt wird. In den Versuchen mit den Tentakeln von Drosera wurde von Darwin (Insectenfressende Pflanzen 1876, p. 197; vgl. auch Heckel, Compt. rend. 1876, Bd. 82, p. 525) nicht in allen Fällen eine Sistirung der Reizbarkeit durch Aether und Chloroform gefunden.

5) F. Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 199. Ein ähnliches Resultat erhielt K. Steyer (Reizkrümmungen bei Phycomyces 1901, p. 7, 25) mit Phycomyces. — Vgl. auch Correns, Flora 1892, p. 134.

Sistirung der Reizbarkeit durch Chloroform, Aether etc. auf einer Ausschaltung oder Veränderung in den sensorischen Processen beruhen muss.

Elektricität. Nach den allerdings lückenhaften Erfahrungen über die Beeinflussung der Zuwachsbewegung (II, § 28) ist zu vermuthen, dass die verschiedenartigen Krümmungsbewegungen durch einen schwachen (constanten) elektrischen Strom nicht wesentlich modificirt werden, während bei genügender Steigerung der Stromintensität Hemmung der Thätigkeit und endlich Tödtung zu erwarten ist. Ob sich bei einer gewissen Stromintensität unter Umständen ein Excitationsstadium einstellt, ist nicht bekannt.

Elektrische Entladungen, und demgemäss auch Inductionsschläge, wirken aber wie mechanische Stösse und Erschütterungen. Folglich wird die volle Bewegungsamplitude bei den Blättern von Mimosa pudica, den Staubfäden von Centaurea, Berberis etc. schon durch einen Oeffnungs- oder Schliessungsschlag, bei den Blättern von Oxalis acetosella aber erst durch wiederholte Inductionsschläge ausgelöst (vgl. II, § 89, 90)[1]. Ferner wirkt die Wiederholung von mechanischen Stössen und von Inductionsschlägen in derselben Weise auf die Blätter von Mimosa pudica, die also in beiden Fällen bei continuirlicher Reizung, trotz der dauernden Inanspruchnahme, in die Ausgangslage zurückkehren, aber unter diesen Umständen die Sensibilität nicht wiedergewinnen[2]. Ausserdem ist bereits mitgetheilt, dass und warum auch die mit Tastreizbarkeit ausgestatteten Ranken durch schwache Inductionsschläge gereizt werden[3].

Ob und in wie weit die Reactionsfähigkeit (die Stimmung) bei der dauernden Inanspruchnahme durch Inductionsschläge modificirt wird, ist noch nicht untersucht. Sollten die Angaben von Kabsch[4]) richtig sein, dass die Seitenblättchen von Desmodium gyrans (Fig. 35, p. 383), wenn sie bei 22 C. bewegungslos sind, durch schwache Inductionsschläge in Bewegung gesetzt werden, so ist eine nähere Aufklärung dieses Verhaltens nothwendig.

---

1) Aeltere Lit. in den Bd. II, p. 123 citirten Schriften von Treviranus, de Candolle etc. Ferner W. Kabsch, Botan. Zeitung 1861. p. 358; Cohn, Abhandlg. d. schlesischen Gesellsch. für vaterländ. Cultur 1861, Heft 1, p. 21 (Staubfäden d. Cynareen); Blondeau, Compt. rend. 1867, Bd. 65. p. 304; Pfeffer, Unters. a. d. Botan. Institut zu Tübingen 1885, Bd. 1, p. 505, 521. Vgl. auch Bd. II, § 153.

2) Vgl. Pfeffer, l. c. p. 521 u. diesen Bd. II, p. 443.

3) Siehe Pfeffer, l. c. p. 505 und diesen Bd. II, p. 437. — W. Hofmeister (Pflanzenzelle 1867, p. 313) beobachtete eine Reizung der Ranken erst bei stärkeren Inductionsschlägen. Vermuthlich werden bei richtiger Versuchsanstellung durch Inductionsschläge auch die Drüsenhaare von Drosera gereizt, an welchen Nitschke (Bot. Zeit. 1860, p. 229) keinen Erfolg beobachten konnte. — Bemerkt sei noch, dass nach Mohl (Ranken- und Schlingpflanzen 1827, p. 70) der constante elektrische Strom keinen Einfluss auf Ranken ausübt.

4) W. Kabsch, l. c. p. 361. Vgl. auch diesen Bd. II, p. 396 Anmerk. — Natürlich werden durch Inductionsschläge, ebenso wie durch einen mechanischen Stoss, auch die Schnellbewegung des Gynostemiums von Stylidium, sowie die elastische Spannung in den Früchten von Impatiens (II, § 106) ausgelöst. Ueber Stylidium vgl. diesen Bd. II, p. 384, und Kabsch, l. c. p. 358.

Abschnitt VI.

Oeffnungs- und Schleuderbewegungen.

§ 106.

Für die Gesammtökonomie der Pflanze sind auch diejenigen Vorgänge und Bewegungen bedeutungsvoll, durch welche das Oeffnen von Früchten, Antheren, Sporangien, Sporenschläuchen u. s. w., sowie das Ausstreuen und Fortschleudern von Samen, Sporen und anderen Fortpflanzungsorganen erzielt wird. Da es sich indess bei diesen Vorgängen nicht um eigentliche physiologische Reactionen handelt, und da es unsere Aufgabe nicht ist, die mannigfachen Einrichtungen und Eigenheiten zu schildern, die zur Erreichung der angedeuteten Ziele und Zwecke dienen, so müssen wir uns darauf beschränken, in allgemeinen Zügen die in Betracht kommenden mechanischen Mittel anzudeuten und zur Erläuterung einige Beispiele anzuführen[1]).

Diejenigen Vorgänge, die wie die Bewegungen der Trockenfrüchte, der Grannen der Fruchtklappen von Erodium, gewisser Haare u. s. w. durch Quellungsänderungen in den abgestorbenen Objecten zu Stande kommen, zählen überhaupt nicht zu den eigentlichen physiologischen Processen. Dagegen ist die vitale Thätigkeit bei anderen Vorgängen insofern betheiligt, als die Bewegung auf der Ausgleichung von Spannungen beruht, die in den lebensthätigen Zellen und Organen geschaffen wurden. Eine derartige Ausgleichung tritt allgemein ein, wenn mit dem Absterben die osmotische Druckleistung des Zellinhaltes verloren geht, und demgemäss die Zellwand, je nach dem Grade der Turgordehnung, eine sehr geringe oder eine ansehnliche Contraction ausführt (II, § 16, 17). Diese Aufhebung der Turgordehnung in den einzelnen Zellen hat aber, wie sich aus früherem (II, § 16—19, 78) ergiebt, eine entsprechende Contraction der Gewebe und eine Veränderung der Gewebespannung, unter Umständen also auch eine Krümmungsbewegung zur Folge.

Ausserdem können aber auch ohne ein Absterben Bewegungen dadurch entstehen, dass Spannungen ausgeglichen werden, die durch die Hemmung der angestrebten physiologischen Wachsthums- und Bewegungsthätigkeit geschaffen wurden. Auf diese Weise kommen u. a. die noch zu besprechenden Schnellbewegungen der Staubgefässe von Parietaria, sowie der Fruchtklappen von Impatiens zu Stande. Während in diesem Falle die activen Gewebe lebendig bleiben, ist das plötzliche Hervorspritzen des Inhaltes aus dem einreissenden Sporenschlauch gewisser Ascomyceten mit einem Absterben des activen Schlauches verknüpft. In beiden Fällen ist aber eine Wiederholung der Schnell- und Spritzbewegungen ausgeschlossen, weil sogar die lebendig bleibenden Gewebe nicht in der Lage sind, die nothwendige Spannung von neuem herzustellen. Eine solche Wiederherstellung wird dagegen in der früher (II, p. 384) beschriebenen Weise durch die autonome Bewegungsthätigkeit des Gynostemiums

---

1) Vgl. die Zusammenfassungen bei F. Ludwig, Biologie d. Pflanzen 1895, p. 296, 326; A. Kerner, Pflanzenleben 1891, Bd. 1 u. 2.

von Stylidium adnatum erzielt, das demgemäss zu einer wiederholten Ausführung von Schnellbewegungen befähigt ist.

In diesen und ähnlichen Vorgängen werden nicht nur die Spannungen, sondern auch die Bedingungen für die Auslösungsfähigkeit durch die Thätigkeit des Organismus geschaffen und vorbereitet. Denn entweder wird durch die physiologische Steigerung der Spannung oder durch die Lockerung des Gewebeverbandes (bezw. durch die Verminderung der Widerstandsfähigkeit der Zellhaut) dafür gesorgt, dass endlich durch die bestehende Spannung, oder durch einen leichten, mechanischen Eingriff, die verminderte Hemmung überwunden und damit die Schnell- oder Spritzbewegung in Scene gesetzt wird. In derselben Weise wird ja auch durch die vorbereitende Thätigkeit der Pflanze erzielt, dass Blätter, Blüthen, Früchte u. s. w. zu einer gewissen Zeit abfallen (II, § 62). Bei der Behandlung dieser Vorgänge ist übrigens darauf hingewiesen, dass die Pflanze zur Erreichung verschiedener Ziele und Zwecke Organe und Zellen abstösst oder zum Absterben bringt, und dass die Vorbereitungen zum Abtrennen lebendiger Elemente mit denselben Mitteln erreicht werden, die allgemein zur partiellen und totalen Separirung von Zellen dienen.

Da nach der Herstellung des labilen Zustandes die Schnell- oder Spritzbewegung offenbar ebensogut durch einen äusseren wie durch einen inneren mechanischen Anstoss veranlasst werden kann, so ist es begreiflich, dass z. B. auch Schwankungen der Turgor- und der Gewebespannung auslösend wirken, gleichviel ob diese Veränderungen durch Transpiration oder durch eine Reizreaction hervorgerufen werden. Auf einer solchen indirecten Wirkung dürften gewisse Auslösungen beruhen, welche bei bestimmten Objecten durch Licht, chemische Agentien, überhaupt durch physiologische Reize hervorgerufen werden. Sofern aber die physiologische Reizreaction sich ausbreitet, kann ein localisirter Reiz auch in die Ferne wirken. Durch einen derartigen Zusammenhang mag es bedingt sein, dass nach Darwin[1]) in der Blüthe von Catasetum (Orchidee) die Berührung einer Antenne (einer der eigenthümlichen Fortsätze des Rostellums) das Fortschleudern der Pollinarien veranlasst, welches durch die Activirung einer bestehenden Spannung bewirkt wird. Da aber die directe Berührung der Pollinarien nicht auslösend wirkt, so muss man annehmen, dass in diesem Falle durch die Reizperception in der Antenne eine physiologische Reaction hervorgerufen wird, die in besonders wirksamer Weise die Hemmung beseitigt, welche bis dahin die Schnellbewegung verhinderte.

Die bis dahin behandelten Vorgänge und Bewegungen treten auch bei Pflanzen ein, die vollkommen mit Wasser versorgt sind. Ausserdem werden Dimensionsänderungen und Bewegungen erzielt, wenn der Turgor durch übermässige Transpiration oder durch Plasmolyse theilweise oder gänzlich aufgehoben wird. Auch in diesem Falle handelt es sich um physikalische Vorgänge, auf die schon früher (II, p. 500) mit dem Bemerken hingewiesen wurde, dass wir nicht näher auf sie einzugehen haben, obgleich sie unter Umständen von ökologischer Bedeutung sind.

---

1) Ch. Darwin, Die verschiedenen Einrichtungen, durch welche Orchideen befruchtet werden, II. Aufl. 1877, p. 152. [Haberlandt, Sinnesorgane im Pflanzenreich 1901, p. 62.]

Für den mechanischen Erfolg ist es natürlich einerlei, ob die Turgorspannung durch Absterben der Zellen oder durch Wasserentziehung (durch Transpiration oder Plasmolyse) aufgehoben wird. Bei grösserem Wasserverlust stellen sich dann in zarteren Geweben Schrumpfungen ein. Erst wenn das flüssige Wasser geschwunden ist, wird bei weiterer Austrocknung Quellungswasser entzogen und dadurch bewirkt, dass in der Membran Dimensionsänderungen und (wie jedes Hygrometer zeigt) unter Umständen Krümmungsbewegungen eintreten. Diese Vorgänge, ebenso bei Wasserzufuhr die Wiederherstellung des maximalen Quellungszustandes der Membran, sowie die partielle oder totale Ausgleichung der Schrumpfung, gehen auch in todten Geweben vor sich. Natürlich wird bei erneuter Wasserzufuhr nur in denjenigen Zellen die Turgorspannung wiederhergestellt, die durch das Austrocknen nicht getödtet wurden. Es ist übrigens selbstverständlich, dass alle diese Vorgänge periodisch werden, wenn sich die Entziehung des Wassers und die Wiederversorgung mit Wasser rhythmisch wiederholen (II, p. 247).

Beispiele für Bewegungen, welche durch die Turgorenergie, bezw. durch die davon abhängige Gewebespannung vermittelt werden. Ein Beispiel dafür, dass ohne eine Gewebezerreissung die Hemmung beseitigt und die Schnellbewegung ausgelöst wird, sind die Staubgefässe von Parietaria, Urtica, Pilea, Spinacia, Atriplex und einigen anderen Pflanzen. Die Staubgefässe der Urticeen sind bogenförmig nach innen gekrümmt und zwischen Perigon und Fruchtknoten (wo dieser fehlt, bilden die anderen Antheren die Widerlage) eingeklemmt. Dadurch wird zunächst die Ausgleichung der Spannung verhindert, die sich während der Entwickelung allmälich ausbildet und besonders auf einer Compression der Vorderseite (der Innenseite) des Staubfadens beruht. Wenn dann diese mechanische Hemmung mit dem Fortschreiten der Entwickelung und der Spannungszunahme überwunden wird, erfolgt plötzlich, wie bei dem Loslassen einer eingekrümmten Feder, ein Hervorschnellen, wodurch die Geradestreckung des Filamentes und zugleich das Hervorschleudern des Blüthenstaubes aus der sich öffnenden Anthere erzielt wird. Dieses Hervorschnellen, das endlich freiwillig erfolgt, wird durch mechanische Eingriffe (Druck gegen das Perigon, die Staubfäden etc.) beschleunigt, die zuweilen das gleichzeitige Hervorschnellen von einigen Staubgefässen veranlassen. Der Umstand, dass der Staubfaden in eine Furche der Anthere eingepresst ist und in dieser mit einer gewissen Energie haftet, bringt es mit sich, dass besonders bei den noch nicht völlig reifen Staubgefässen die Schnellbewegung zuweilen nicht sogleich mit der Entfernung der äusseren Hemmung eintritt[1]).

Durch die Ueberwindung oder Beseitigung der Hemmung werden ferner z. B. das Hervorschnellen der Geschlechtsorgane in der Blüthe von Sarothamnus, Genista tinctoria u. s. w.[2]), sowie das plötzliche Oeffnen der Blüthe von

---

1) Dieses Anhaften wurde zuerst von Askenasy nachgewiesen. Im Uebrigen war der Mechanismus schon früher richtig gedeutet. Näheres und Literatur bei Askenasy, Verhandl. d. naturhist.-med. Vereins zu Heidelberg 1879, N. F. Bd. 2, p. 274.

2) Vgl. Ludwig, l. c. p. 472.

Stanhopea oculata[1]) veranlasst, das mit einem merklichen Geräusch vor sich geht. Auf das Zustandekommen und die Ursachen der wiederholten Schnellbewegung des Gynostemiums von Stylidium adnatum wurde bereits hingewiesen (II, p. 500).

In anderen Fällen wird durch die vorbereitende physiologische Thätigkeit bewirkt, dass endlich an bestimmten Stellen eine Zerreissung der Gewebe und damit eine plötzliche Ausgleichung der Spannungen eintritt, welche durch die Wachsthumsthätigkeit hergestellt war. Auf diese Weise erfolgt z. B. endlich selbstthätig oder in Folge eines leichten Druckes das Aufspringen der Früchte von Impatiens noli tangere und balsamina, von Cardamine hirsuta, Cyclanthera u. s. w., wobei sich die Fruchtklappen mit grosser Energie zusammenrollen und die Samen mehr oder weniger weit weggeschleudert werden[2]).

Zu diesen Vorgängen gehört auch das Auseinanderschnellen der Fadenzellen von Zygnema und Mougeotia, das durch die Spaltung der gemeinsamen Querwand vorbereitet wird, und bei dem Einreissen der Cuticula desshalb eintritt, weil durch die plötzliche Hervorwölbung der aneinanderliegenden Querwandstücke eine genügende Energie für das Fortschleudern gewonnen wird. Alle äusseren Einwirkungen, die das Einreissen der Cuticula begünstigen, veranlassen also auch das Auseinanderschleudern der Zellen, das z. B. durch Inductionsschläge, Chloroform, Jod in auffälliger Weise hervorgerufen wird[3]).

Bei Momordica elaterium löst sich dagegen zur Zeit der Fruchtreife der Fruchtstiel wie ein Stöpsel von dem basalen Theil der Frucht, und aus der so entstehenden Oeffnung werden die Samen mit einer schleimigen Flüssigkeit hervorgespritzt. Die Energie für dieses plötzliche Hervorspritzen wird, wie schon Dutrochet[4]) erkannte, durch die ansehnliche elastische Dehnung der Fruchtwandung geliefert, die sich demgemäss bei der Entleerung erheblich contrahirt, während wiederum die Ablösung des Deckels durch die entsprechende Lockerung des Gewebeverbandes vorbereitet und ermöglicht wird.

Zu den Spritzmechanismen gehört ferner das Hervorschleudern der Sporen bei den ejaculirenden Discomyceten, Pyrenomyceten und Flechten, die im Verein mit einer gewissen Menge des Zellinhaltes hervorgestossen werden und zuweilen mehrere Centimeter weit fliegen[5]). Die Bewegungsenergie wird in diesem Falle durch die Turgordehnung der elastischen Wand des Ascus gewonnen, der sich bei der Entleerung (ebenso bei Plasmolyse) auf $^3/_4$ bis $^2/_3$ der bisherigen Länge

---

1) Pfitzer, Beobachtungen über Bau und Entwickelung d. Orchideen 1877, p. 12 d. Sep. a. Verhandl. d. natur.-med. Vereins zu Heidelberg Bd. 2.

2) Näheres bei Dutrochet, Mémoires, Bruxell. 1837, p. 229; F. Hildebrand, Jahrb. f. wiss. Bot. 1873-74, Bd. 9, p. 238; Eichholz, ebenda 1886, Bd. 17, p. 543; Ludwig, l. c. p. 332. An diesen Stellen sind auch andere Objecte, sowie auch die Einrichtungen behandelt, durch welche die Samen von Oxalis fortgeschleudert werden. Ueber die ansehnlichen Schnellbewegungen bei Sphaerobolus stellatus vgl. Zopf, l. c. p. 84, 374.

3) Näheres bei Benecke, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 453. [Tobler, Bericht d. botan. Gesellsch. 1902, p. 361; Zerfall des Thallus von Rhodomela.]

4) Dutrochet, l. c. p. 229; F. Hildebrand, l. c. p. 238; E. Roze, Journal d. Botan. 1894, Bd. 8, p. 308.

5) Näheres bei de Bary, Morphologie u. Biologie d. Pilze 1884, p. 90; W. Zopf, Die Pilze 1890, p. 87; F. Ludwig, Biologie d. Pflanzen 1895, p. 328. — Ueber die Elasticität der Zellhäute vgl. diesen Bd. II, p. 62.

zusammenzieht, also wie ein Gummiballon wirkt, aus dem bei dem Einstechen das gewaltsam eingepresste Wasser hervorspritzt.

An dem Wesen der Sache wird dadurch nichts geändert, dass bei gewissen Pyrenomyceten der Ascus vor der Ejaculation bis an oder über die Mündung des Peritheciums gelangt, und zwar vielfach dadurch, dass die cuticularisirte Aussenschicht reisst und die inneren Hautschichten bis auf das Doppelte der bisherigen Länge gedehnt werden[1]) (Fig. 62). Es gehört ferner zu den speciellen Eigenthümlichkeiten, dass die Sporen entweder simultan oder seltener succedan ejaculirt werden. In dem erstgenannten Falle pflegen sich die Sporen an der Spitze des Schlauches als eine zusammenhängende Masse anzusammeln. Bei der succedanen Entleerung (vgl. Fig. 62) drängt sich in die Rissstelle des Schlauches eine andere Spore, die dann weggeschleudert wird, wenn der Turgor in Folge dieses Verschlusses wiederum genügend erhöht ist. Kann es auch nicht zweifelhaft sein, dass das Einreissen an einer bestimmten Stelle durch die localisirte Herabsetzung der Cohäsion der Haut vorbereitet wird, so ist doch noch nicht näher ermittelt, ob die Ejaculation allein durch diese Veränderung oder unter Umständen auch durch die gleichzeitige Steigerung der Turgorenergie herbeigeführt wird[2]). Uebrigens ist es verständlich, dass verschiedene äussere Verhältnisse die Entleerung beschleunigen und dass z. B. durch Erschütterungen oder durch den Wechsel der Luftfeuchtigkeit zuweilen eine ansehnliche Ejaculation (ein Stäuben) veranlasst wird.

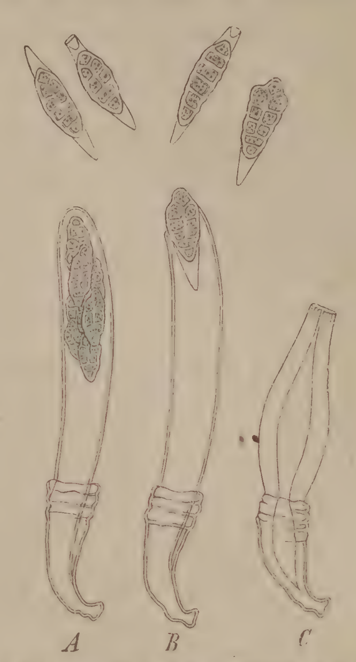


Fig. 62. Sphaeria Scirpi (Pleospora scirpicola) (nach Pringsheim, Jahrb. f. wiss Botan. 1858, Bd. I, p. 190). *A* der noch ungeöffnete Schlauch nach Zerreissung der cuticularisirten, äusseren Zellhautschicht. *B* Die Sporen sind bis auf eine, im Augenblick die Rissstelle verstopfende, ejaculirt. *C* Nach Entleerung aller Sporen.

Durch einen Spritzmechanismus wird ferner das reife Sporangium von

---

1) Ein Zerreissen oder Absprengen der Cuticula wird vielfach angewandt, z. B. auch um das weitere Flächenwachsthum der inneren Membranschichten (vgl. Bd. II, p. 37) oder um eine secretorische Thätigkeit (I, p. 266, 501) zu ermöglichen. — Aus Rissen der Cuticula dürften auch die Fäden hervortreten, welche sich an Drüsenhaaren der Blätter von Dipsacus in Wasser ausbilden. Es scheinen dieselben übrigens Producte einer Zellhautmetamorphose zu sein, durch die ja an Drüsenhaaren Harze, Schleimstoffe u. a. Stoffe gebildet werden. Die eigenthümlichen Bewegungen kommen vielleicht in analoger Weise zu Stande, wie die Bewegungen der sogen. Myelinformen. Vgl. Cohn, Botan. Ztg. 1878, p. 122; Fr. Darwin, Journal of microscop. science 1877, Bd. 17, p. 245, u. 1878, Bd. 18, p. 73.

2) Eine gewisse Rolle spielt bei manchen Entleerungen das ansehnliche Aufquellen der Schlauchwandung, durch welches das Lumen des Schlauches verengt wird. Dieses Aufquellen wurde vor der Entleerung vielleicht durch den Druck verhindert, welcher vom Inhalt gegen die Wandung ausgeübt wird.

Pilobolus crystallinus mit solcher Energie fortgeschleudert, dass es nach Coemans bis zu einer Höhe von 105 cm fliegt. In diesem Falle wird durch das allmähliche Verquellen der Membran die Verbindung zwischen dem Sporangium und dem Sporangiumträger gelockert, und gleichzeitig erreicht, dass der Träger am Scheitel einreisst und dass durch den hervorspritzenden Inhalt das Sporangium fortgeschleudert wird[1]. Durch ähnliche Einrichtungen werden u. a. auch die Sporen von Empusa muscae und verschiedenen Basidiomyceten abgeschleudert.

Wir gehen hier nicht weiter auf die besonderen Eigenthümlichkeiten von Einzelvorgängen ein, die das gemeinsam haben, dass die Oeffnung oder die Abstossung durch die vitale Thätigkeit vorbereitet wird, ohne dass in allen Fällen ein ansehnliches Fortschleudern eintreten muss. Es ist ausserdem bekannt, dass z. B. die Samenfäden und andere Schwärmzellen durch ihre Eigenbewegung den Weg aus dem geöffneten Antheridium oder Zoosporangium finden, wenn sie nicht schon bei dem Vorgang des Oeffnens hervorgestossen werden[2].

Die Bewegungen, welche bei todten Organen durch den Wechsel der Feuchtigkeit zu Stande kommen, sind zwar, wie schon betont, keine physiologischen Processe, können aber desshalb doch für den Organismus eine ökologische Bedeutung haben[3]. So wird dadurch, dass sich viele Trockenfrüchte und Antheren bei weitgehendem Wasserverlust öffnen, bei dem Anfeuchten aber wiederum schliessen, erzielt, dass die Samen und Pollenkörner bei nassem Wetter nicht entleert werden. Dasselbe wird für die Sporen vieler Laubmoose dadurch erreicht, dass das Peristom bei nassem Wetter den Kapselmund verschliesst, bei trockenem Wetter sich aber zurückschlägt. Ferner krümmen sich die todten Involucralblätter von Carlina, Helichrysum[4] u. s. w. bei feuchtem Wetter nach Innen und verhindern das Ausstreuen der Früchte, das möglich ist, sobald sich bei trockenem Wetter die Involucralblätter nach Aussen geschlagen haben. Auch wird bei Compositen durch Trockenheit die Ausbreitung der Pappushaare und hierdurch die günstige Gestaltung dieses Flugapparates herbeigeführt. Die bekannte Rose von Jericho (Anastatica hierochuntica)[5],

---

1) Vgl. de Bary, l. c. p. 77, 90; Zopf, l. c. p. 81.

2) Angaben über die Entleerung von Schwärmzellen finden sich z. B. bei de Bary, l. c. p. 87; Falkenberg, in Schenk's Handbuch der Botanik 1882, Bd. 2, p. 195; Strasburger, Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen 1878, p. 14; Walz, Bot. Ztg. 1874, p. 689; Rothert in Cohn's Beiträg. z. Biologie 1892, Bd. 5, p. 344; Klebs, Bot. Ztg. 1891, p. 859; Goebel, Annal. d. jardin. botan. d. Buitenzorg 1898, Suppl. II, p. 65.

3) Thatsachen und Lit. bei Ludwig, Biologie d. Pflanzen 1895, p. 327, 344; Kerner, Pflanzenleben 1891, Bd. 2, p. 421; Haberlandt, Physiolog. Pflanzenanatomie 1896, II. Aufl., p. 469, 488; Hildebrand, Jahrb. f. wiss. Bot. 1873-74, Bd. 9, p. 245; C. Steinbrinck, Untersuch. üb. d. anatom. Ursachen des Aufspringens d. Früchte 1873, Bot. Ztg. 1878, p. 561; U. Geovanozzi, Nuovo giornal. botan. italiano 1901, Bd. 8, p. 207. In diesen und anderen Arbeiten ist auch das Aufspringen der Früchte etc. behandelt.

4) Dutrochet, Mémoires etc., Bruxelles 1837, p. 236; Detmer, Journal f. Landwirthschaft 1879, Bd. 27, p. 111.

5) Ascherson, Ber. d. bot. Gesellsch. 1892, p. 94.

sowie gewisse Früchte sind ferner Beispiele dafür, dass durch das Anfeuchten die Ausbreitung und durch das Austrocknen das Zusammenschliessen hervorgerufen wird.

Durch die Veränderung der Feuchtigkeit werden aber postmortal nicht nur Krümmungen in einer Ebene, sondern auch Drehungen bewirkt. Derartige Drehungen vollführen u. a. die Seta von Funaria und anderen Laubmoosen[1]), sowie die Conidienträger von Peronospora und einigen anderen Pilzen[2]). Ferner führen die als Hygrometer benutzten Carpellfortsätze von Erodium gruinum ausgezeichnete hygroskopische Drehungen aus, die, wie auch die Drehbewegungen der Grannen von Stipa, Avena etc. das Einbohren der Frucht in den Boden vermitteln[3]).

Es wurde bereits erwähnt, dass das Schrumpfen, sowie alle Deformationen, welche bei einem partiellen Wasserverlust in den wassererfüllten Zellen und Geweben eintreten, nicht auf der Veränderung des Quellungszustandes der Zellhaut beruhen können. Denn da sich diese in maximaler Quellung befindet, so lange noch flüssiges Wasser vorhanden ist, kann erst nach dem Verschwinden dieses eine Bewegung durch die Veränderung der Membranquellung eintreten (vgl. Bd. I, § 12). Das Schrumpfen der todten Gewebe bei dem nur partiellen Verlust des flüssigen Wassers kommt nach Kamerling[4]), Steinbrinck[5]) und Schrodt[6]) dadurch zu Stande, dass das Wasser, welches die Zelle erfüllt, in Folge seiner Volumabnahme und vermöge seiner Cohäsion (vgl. Bd. I, p. 206) und seiner Adhäsion an die Wandung, diese nach innen zieht und in Falten legt. Da dieser Vorgang nach Steinbrinck auch im luftleeren Raum vor sich geht, so ist die Mithilfe des Luftdruckes nicht notwendig. Zudem wird fernerhin, wenn die Wassermasse in der Zelle zerreisst, der einseitige Ueberdruck der Luft bald beseitigt, weil nach Steinbrinck[7]) die Luft schnell eindringt.

Da aber bei der Uebertragung von völlig trockenen Organen in feuchte Luft, sofern Thaubildung vermieden ist (vgl. Bd. I, p. 143), im Lumen der Zelle zunächst kein flüssiges Wasser vorhanden ist, so müssen die Bewegungen, welche unter diesen Umständen eintreten, auf Quellungsvorgängen in den Membranen beruhen. Auf diese Weise kommen also z. B. die hygroskopischen Bewegungen der Grannen von Erodium und Gramineen, sowie vieler Trockenfrüchte zu Stande. Damit ist nicht ausgeschlossen, dass bei dem Austrocknen der wassergefüllten Zellen zunächst der angedeutete Cohäsionsmechanismus wirksam ist. Möglicherweise verursachen bei bestimmten Objecten beide eine gleichsinnige Bewegung, und so ist es denkbar, dass z. B. in Bezug auf die Antheren bis zu einem gewissen Grade

---

1) Wichura, Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 198; Goebel, Flora 1895, p. 483.

2) Vgl. Zopf, Pilze 1890, p. 86.

3) Hanstein, Bot. Ztg. 1869, 526; Fr. Darwin, Transact. of the Linnean Society 1873, II. ser., Bd. I, p. 149; C. Steinbrinck, Bot. Ztg. 1878, p. 580.

4) Kamerling, Bot. Centralbl. 1897, Bd. 72, p. 53, ebenda 1898, Bd. 73, p. 472; Flora 1898, p. 152. Vgl. auch das Sammelreferat in Bot. Ztg. 1898, p. 330.

5) Steinbrinck, Festschrift für Schwendener 1899, p. 165; Ber. d. bot. Gesellsch. 1899, p. 99, 325; ebenda 1900, p. 48, 217, 275, 286. — Steinbrinck (l. c. 1900, p. 219) schlägt vor, die durch den Cohäsionsmechanismus erzielte Deformation »Schrumpfeln« zu nennen.

6) Schrodt, Ber. d. bot. Gesellsch. 1897, p. 100.

7) Steinbrinck, l. c. 1900, p. 275, 286. Vgl. auch dieses Buch Bd. I, § 30, sowie P. Claussen, Flora 1901, p. 422.

sowohl Schwendener[1]) als Steinbrinck (l. c.) Recht haben, obgleich der erstere die Oeffnungs- und Schliessungsbewegungen durch die Membranquellung, der letztere durch den besagten Cohäsionsmechanismus zu Stande kommen lässt.

Der Erfolg ist natürlich in jedem Falle von den Eigenschaften des Objectes, also von der Quellungsfähigkeit der Wandungen, sowie von der Anordnung und Verkettung der Zellen und der Gewebe abhängig. Es ist indess nicht unsere Aufgabe, auf diese Verhältnisse einzugehen[2]). Uebrigens ist schon früher (Bd. I, § 12; II, § 19) mitgetheilt, dass die Zellmembranen, und in diesen wiederum die Schichten, in verschiedenem Grade quellungsfähig sind, und dass die Quellung nach verschiedenen Richtungen ungleich ausfallen kann. Da ferner bei der Quellung eine gewaltige Energie entwickelt wird (I, p. 63), so kann durch die Membranquellung im allgemeinen eine höhere mechanische Leistung vollbracht werden, als durch den besagten Cohäsionsmechanismus, der in dickwandigen Zellen keine auffällige Deformation hervorrufen wird. Wir unterlassen es auszumalen, wie sowohl durch das Schrumpfeln, als auch durch die Abnahme der Membranquellung das Zerreissen von Geweben (also z. B. das erste Oeffnen eintrocknender Früchte), sowie Spannungen und Schnellbewegungen verursacht werden können. Eine solche Schnellbewegung kommt z. B. bei dem Sporangium der Polypodiaceen dadurch zu Stande, dass die Zellen des Annulus bei der Abnahme des flüssigen Inhaltes contrahirt (deformirt) werden, und dass dann weiterhin die so erzielte elastische Spannung plötzlich ausgeglichen wird, wenn die Continuität des Wassers in der Annuluszelle zerreisst.

Historisches. Die Bewegungen, welche durch das Absterben oder durch den Wechsel des Wassergehaltes in todten Organen verursacht werden, wurden theilweise schon von A. P. de Candolle[3]), namentlich aber von Dutrochet[4]) von denjenigen Bewegungen unterschieden, die von der Lebensthätigkeit abhängen. Dutrochet gab auch eine in den Hauptzügen richtige Erklärung des Mechanismus einiger Oeffnungs- und Schleuderbewegungen, deren nähere Kenntniss fernerhin durch die citirten Studien verschiedener Forscher gewonnen wurde.

Ausseneinflüsse. Aus dem Mitgetheilten ergiebt sich ohne weiteres die verschiedene Bedeutung der äusseren Verhältnisse, die bei den todten Objecten natürlich nur rein physikalisch wirken, gleichviel ob es sich um die Schaffung der Bewegungsenergie durch die Veränderung des Wassergehaltes oder um einen auslösenden Anstoss handelt. Bei den lebenden Pflanzen kommen aber die äusseren Einflüsse ausserdem für die Ausbildung der Organe, sowie für die physiologische Herstellung und Vorbereitung der physikalischen Actions- und Reactionsfähigkeit in Betracht, und zudem kann, wie schon hervorgehoben wurde, indirect durch einen physiologischen Vorgang der Anstoss zu der Auslösung der physikalischen Reaction gegeben werden. Es ist auch verständlich, dass sowohl

1) Schwendener, Sitzungsber. d. Berliner Academ. 1899, p. 101. [Steinbrinck, Ber. d. bot. Gesellsch. 1901, p. 552; 1902, p. 117; 1903, p. 217; Schrodt, Bericht. der botan. Gesellsch. 1901, p. 483; Schwendener, Sitzungsber. d. Berlin. Acad. 1902, p. 1056; A. Ursprung, Jahrb. f. wiss. Botan. 1903, Bd. 38, p. 635.]

2) Vgl. Haberlandt, Physiolog. Pflanzenanatom. II. Aufl. 1896, p. 465 und die an dieser Stelle p. 488 citirte Lit.

3) A. P. de Candolle, Pflanzenphysiol., übers. v. Röper 1833, Bd. I, p. 13.

4) M. H. Dutrochet, Mémoires pour servir à l'histoire d. végétaux et d. animaux, Bruxelles 1837, p. 225, 235.

in physiologischer, als auch in physikalischer Hinsicht der plötzliche Wechsel anders wirken kann, als die allmähliche Veränderung der mechanischen Inanspruchnahme, der Temperatur, der Transpiration u. s. w.

Da im Obigen für alle diese Verhältnisse und Beziehungen Beispiele enthalten sind, so darf ich mich hier auf einige allgemeine Bemerkungen beschränken. Ich erinnere nur daran, dass der Wechsel des Wassergehaltes bei lebenden Objecten sowohl im physikalischen, als auch im physiologischen Sinne wirksam sein kann (vgl. II, § 33, 34, 100). Auch ist es einleuchtend, dass die unzureichende Versorgung mit Sauerstoff die Ausbildung des reactionsfähigen Zustandes erschwert oder ganz unmöglich macht (I, § 103; II, § 31), und dass desshalb das Abschleudern von unreifen Sporangien etc., sowie die Entleerung von unreifen Schwärmsporen[1]) durch die Entziehung von Sauerstoff ganz oder theilweise verhindert wird.

Die Temperatur wirkt natürlich auch auf die Quellungsvorgänge u. s. w. in rein physikalischem Sinne ein. Ausserdem sind alle formativen und vorbereitenden physiologischen Vorgänge in der üblichen Weise von den Temperaturverhältnissen abhängig (II, § 22). Bei denjenigen Pflanzen, die in tiefer Temperatur gedeihen, kann sich demgemäss auch das Abstossen von Organen, sowie die Entleerung von Schwärmsporen u. s. w. bei niedriger Temperatur abspielen[2]). Ferner deuten einige Beobachtungen von Thuret darauf hin, dass die Entleerung von Zoosporen durch eine supraoptimale Temperatur verlangsamt wird. Gelegentlich wird auch wohl der Temperaturwechsel von Bedeutung sein, und so ist es zu verstehen, dass Dodel (l. c.) Frühgeburten der Schwärmer von Ulothrix beobachtete, als die eingefrorenen Fäden dieser Alge schnell aufthauten.

Der directe Einfluss der Beleuchtung auf die hier behandelten Bewegungen dürfte wohl der Regel nach gering sein. Denn wenn die Beleuchtung durch Steigerung der Transpiration oder dadurch wirkt, dass sie die Ausbildung von Organen oder die des reactionsfähigen Zustandes einleitet, so handelt es sich ebenso um eine indirecte Wirkung, als wenn die Beleuchtung durch die Modification der Wachsthumsthätigkeit oder des Turgors eine physikalische Auslösung veranlasst. Thatsächlich gehen die Oeffnungs- und Schleuderbewegungen auch bei denjenigen Objecten im Dunkeln von statten, die sich bei dauernder Lichtentziehung nicht oder nicht normal ausbilden. Jedoch scheinen diese Vorgänge in gewissen Fällen durch die Beleuchtung oder durch den Beleuchtungswechsel begünstigt zu werden. So wird durch die Beleuchtung der zuvor verdunkelten Pflanzen das Abschleudern des Sporangiums von Pilobolus crystallinus[3]), sowie die Ejaculation der Sporen von Ascobolus furfuraceus[4]) befördert. Nach den Beobachtungen einiger Forscher wird ferner bei verschiedenen Algen die Entleerung der Schwärmsporen durch die Beleuchtung begünstigt und zum Theil am Licht vollständiger ausgeführt, als im Dunkeln[5]).

---

1) Vgl. Rothert, Cohn's Beiträge z. Biologie 1892, Bd. 5, p. 344 und die in dieser Arbeit citirte Lit.

2) Beisp. u. a. bei Kjellmann, Botan. Ztg. 1875, p. 774; G. Kraus, ebenda 1875, p. 774; Dodel, ebenda 1876, p. 178; Strasburger, Wirkung des Lichts u. d. Wärme auf Schwärmsporen 1878, p. 44; Klebs, Die Bedingungen d. Fortpflanzung einiger Algen u. Pilze 1896.

3) Nach Coemans und nach Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 290. — Dabei sind nach G. Kraus (Bot. Ztg. 1876, p. 507) die blauen und violetten Strahlen am wirksamsten.

4) Nach Coemans, citirt bei de Bary, Morpholog. u. Biologie der Pilze 1884, p. 99.

5) Lit. A. Braun, Verjüngung 1851, p. 237; Thuret, Annal. d. scienc. naturell.

Kapitel XIII.
Tropistische Krümmungsbewegungen.

Abschnitt I.
Einleitung.

§ 107. Allgemeines.

Die Pflanze und die von ihr producirten Organe können die natürliche und zweckentsprechende Lage nur unter Mitwirkung von bestimmt orientirenden Reizwirkungen gewinnen. Denn die Keimwurzel und der Hauptspross würden z. B. in jeder beliebigen Richtung weiter wachsen, wenn sie nicht durch die tropistische Reizwirkung (II, p. 356) der Schwerkraft veranlasst würden, sich solange abwärts, bezw. aufwärts zu krümmen, bis sie die lothrechte Gleichgewichtslage erreicht haben. Infolge dieser Orientirung der Hauptachsen ist den aus diesen hervortretenden Sprossungen eine bestimmte Orientirung auch dann gesichert, wenn sie diejenige Lage bewahren, die sie aus inneren Ursachen (vermöge der autogenen Symmetrieverhältnisse) anstreben. Das ist z. B. vielfach bei Haaren, bei den Seitenwurzeln höherer Ordnung u. s. w. der Fall, während die Seitenwurzeln erster Ordnung, die Ausläufer, die Laubblätter u. s. w. gewöhnlich mit Sensibilitäten ausgestattet sind, die zur Folge haben, dass diese Organe durch die tropistische Reizwirkung der Schwerkraft, des Lichtes u. s. w. in eine bestimmte Lage gebracht werden. Da nun die Pflanze und deren Organe schon während der Entwickelung die den obwaltenden Bedingungen entsprechende Orientirung annehmen, so treten die auf die Herstellung der Gleichgewichtslage berechneten Orientirungsbewegungen selbstverständlich nur ein, wenn der Gleichgewichtszustand gestört wird, wenn also z. B. der vertical orientirte Spross in eine geneigte Lage gebracht, oder wenn z. B. die Angriffsrichtung des Lichts modificirt wird. In der tropistischen Gleichgewichtslage können natürlich anderweitige Krümmungsbewegungen durch diffuse Aussenreize (II, p. 83, 356) oder durch die autogene Thätigkeit herbeigeführt werden. Bei der Besprechung der autonomen Bewegungen (II, § 80—82) ist unter anderm auch gezeigt worden, dass und wie durch die autogene Modification der Sensibilität tropistische Reizbewegungen veranlasst und nutzbar gemacht werden, um eine einmalige Verschiebung der Ruhelage oder um periodische Bewegungen zu erzielen (II, p. 390).

Wir sehen indess zunächst von diesen und anderen Verwicklungen ab, halten uns also sachgemäss in erster Linie an die Betrachtung derjenigen Orientirungsbewegungen, die durch eine einzelne tropistische Reizursache (bei Constanz der

---

1850, III. sér., Bd. 14, p. 247; Strasburger, l. c. p. 15; Walz, Bot. Ztg. 1868, p. 497; Dodel-Port, ebenda 1876, p. 177; Rostafinski u. Woronin, ebenda 1877, p. 667; Klebs l. c.

übrigen Aussenbedingungen) ausgelöst werden. Dabei fassen wir als Orientirungsbewegungen, Richtungsbewegungen oder tropistische Bewegungen alle diejenigen Reactionen zusammen, bei denen die Richtung der ausgelösten Bewegungen, und somit die endliche Orientierung des Organs, in bestimmter Beziehung zur Angriffsrichtung des auslösenden Agens steht. Es ist auch einleuchtend und bereits hervorgehoben, dass bei der Pflanze, ebenso wie bei dem Menschen, eine bestimmte Orientierung (die auf einer Unterschiedsempfindung beruht) nicht durch eine allseitig gleichmässige (diffuse, äquale), sondern nur durch eine einseitig überwiegende (inäquale, tropistische) Einwirkung veranlasst werden kann (vgl. II, p. 83, § 125).

Mit der Bezeichnung Geotropismus, Heliotropismus (Phototropismus), Thermotropismus, Chemotropismus, Osmotropismus, Hydrotropismus, Rheotropismus, Thigmotropismus (Haptotropismus), Galvanotropismus usw. (ebenso Autotropismus II, § 119) ist somit das auslösende Agens, sowie die tropistische Reactionsfähigkeit (also auch eine specifische tropistische Sensibilität I, p. 14, II, p. 360) gekennzeichnet, ohne dass etwas Bestimmtes über die maassgebenden physiologischen Processe ausgesagt oder vorausgesetzt wird[1]. Thatsächlich werden schon die Krümmungsbewegungen nicht immer mit denselben Mitteln (theilweise durch Wachsthum, theilweise durch Variation II, § 128) ausgeführt und ebenso werden die Locomotionen, also die Richtungsbewegungen der freibeweglichen Organismen nicht immer in derselben Weise erzielt (II, Kap. XIV). Um aber mit dem Worte zugleich anzuzeigen, dass es sich um die Orientirungsreaction eines freibeweglichen Organismus handelt, kann man von tactischen Reizbewegungen und demgemäss von Phototaxis, Chemotaxis u. s. w. reden[2]. Die Unterscheidung von Taxis und Tropismus ist also ausschliesslich auf einen Unterschied in der Art und Weise der Bewegung basirt, der durch die motorischen Befähigungen der freibeweglichen und der festgewurzelten Organismen bedingt und geboten ist (II, p. 354). Dieserhalb müssen aber die sichtbaren Bewegungsvorgänge auch dann verschieden ausfallen, wenn in beiden Fällen die sensorischen Processe völlig übereinstimmen. Jedoch können wir auf Grund unserer Erfahrungen weder in Bezug auf die tropistischen, noch in Bezug auf die tactischen Orientirungsbewegungen behaupten und fordern, dass in allen Fällen die sensorischen Processe übereinstimmen, welche durch die einseitige Reizwirkung des Lichts oder eines anderen Agens ausgelöst werden (II, § 77, 125).

Es wurde auch bereits hervorgehoben (II, p. 355), dass bei der allgemeinen Beurtheilung dieser Reizprocesse in gleicher Weise die Reactionen zu berück-

---

1) In diesem Sinne wurde Heliotropismus etc. von A. P. de Candolle und Anderen angewandt. Es ist also weder historisch gerechtfertigt noch zweckmässig, mit Wiesner (Die heliotropischen Erscheinungen 1880, II, p. 22) diese Bezeichnung speciell für diejenigen Krümmungsbewegungen zu reserviren, die durch Wachsthum vermittelt werden.

2) Naturgemäss giebt es keine scharfe Grenze zwischen Tropismus und Taxis, und es wurde beispielsweise schon II, § 76) darauf hingewiesen, dass der Mensch, je nachdem er nach der Lichtquelle hinwandert oder, ohne den Platz zu verlassen, sich nach dem Lichte hinbeugt, eine phototropische oder eine phototactische Bewegung ausführt. Für das Wesen dieser Reizvorgänge ist es natürlich gleichgiltig, ob man die Unterscheidung von Tropismus und Taxis acceptirt oder verwirft. Uebrigens wird Tropismus, tropistisch u. s. w. im Folgenden auch generell angewandt. Vgl. Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistungen 1893, p. 414 Anmerk.

sichtigen sind, die durch Krümmung oder durch freie Ortsbewegung ausgeführt werden. Um indess in beiden Fällen eine Uebersicht über die überaus grosse Mannigfaltigkeit zu gewinnen, erscheint es vortheilhafter, zunächst die tropistischen Krümmungsbewegungen und darauf (Kap. XIV) die tactischen Reizvorgänge, in Verbindung mit der allgemeinen Betrachtung der Locomotionen, zu besprechen. Dem Nachtheil, der aus dieser Trennung entspringt, soll thunlichst dadurch begegnet werden, dass die Erfahrungen über die tactischen Reizprocesse, so weit nöthig, bereits bei der allgemeinen Behandlung der tropistischen Reizvorgänge (in diesem Kapitel) berücksichtigt werden.

In jedem Falle ist der äussere Anstoss (die Reizwirkung) nur die Veranlassung, dass der Organismus, oder ein Organ desselben, mit den zur Verfügung stehenden Mitteln eine bestimmt gerichtete Krümmungsbewegung (bezw. Torsionsbewegung) oder, bei einem freibeweglichen Organismus, mit Hilfe der Cilien etc. eine Körperwendung ausführt. Je nachdem dann in der Gleichgewichtslage die Hauptachse des Organismus, oder des reagirenden Organes, parallel oder senkrecht resp. schief zur Angriffsrichtung des reizenden Agens zu stehen kommt, werden wir Parallelotropismus [longitudinaler Tropismus (Frank), Orthotropismus] und Plagiotropismus (Sachs) unterscheiden. In dem zuletzt genannten Falle werden wir im näheren von transversalem Tropismus (Frank) [Diatropismus (Darwin), Homalotropismus (Noll)] reden, wenn in der Gleichgewichtslage die Hauptachse annähernd senkrecht steht und von Klinotropismus, wenn die Hauptachse schiefwinklig gegen die Reizrichtung gerichtet ist[1]).

Wird also ein tropistisch reactionsfähiges Organ senkrecht zur Reizrichtung gestellt, so führt es, abgesehen von den diatropen Organen, eine Orientirungsbewegung aus. Sofern diese nach dem Lichte, nach dem Attractionscentrum der Erde, nach der concentrirteren Lösung, überhaupt nach dem Ausgangspunkte des Tropisticums gerichtet ist, liegt eine positiv tropistische [protropistische (Rothert), anatropistische (Massart)], bei der entgegengesetzten Krümmungsrichtung eine negativ tropistische [apotropistische (Darwin), katatropistische (Massart)] Bewegung vor. Zumeist versteht man unter positivem Tropismus (Anatropismus etc.), sowie unter negativem Tropismus (Apotropismus etc.) die Reactionen, welche auf eine parallelotrope Gleichgewichtslage (also positiven Parallelogeotropismus u. s. w.) hinarbeiten, jedoch werden wir zur näheren Kennzeichnung der plagiotropen Ruhelage auch die Ausdrücke positiver oder negativer Klinotropismus, Anaklinotropismus, Kataklinotropismus etc. benutzen. Ausserdem empfiehlt sich zur Charakterisirung der tropistischen Ruhelage (und damit der Bewegungsrichtung bei Ablenkung aus der Gleichgewichtslage) die Anwendung von folgenden Zeichen: ↑ positiver Parallelotropismus, ↓ negativer Parallelotropismus, → Diatropismus, |↘ positiver, |↗ negativer Klinotropismus.

---

1) Heliotropismus wurde von A. P. de Candolle (Pflanzenphysiol., übers. von Röper 1835, Bd. 2, p. 609), Geotropismus von Frank (Die natürliche wagerechte Richtung 1870) eingeführt. Die Bezeichnung negativer und positiver Heliotropismus wurde von Hofmeister (Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 86), die Bezeichnung Transversalgeotropismus von Frank (l. c.) benutzt. Welche Ausdrücke fernerhin von Ch. Darwin (Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 4), W. Rothert (Cohn's Beiträge z. Biologie 1896, Bd. 7, p. 5) und Massart (Biolog. Centralbl. 1902, Bd. 22, p. 70) angewandt wurden, ist aus dem Text zu ersehen. — Ueber Lateralgeotropismus siehe Bd. II p. 405.

Naturgemäss wird bei einem parallelotropen Organ eine jede Ablenkung aus der Gleichgewichtslage entweder nur eine positive oder eine negative Krümmungsbewegung veranlassen, während bei einem plagiotropen Organe, je nach der Richtung der Ausbiegung, zur Wiederherstellung der Ruhelage eine positiv oder eine negativ gerichtete Krümmungsbewegung ausgeführt wird. Im näheren kann es sich bei flächenförmigen Organen um eine Profilstellung (um Paraheliotropismus[1]) oder Flächenstellung handeln. Sofern aber zur Herstellung der Gleichgewichtslage, wie es besonders bei dorsiventralen Organen häufiger der Fall ist, eine Torsion angewandt wird, so kann man die Ausdrücke Strophismus (Czapek) oder Tortismus (Schwendener), also auch Geostrophismus, Photostrophismus etc. anwenden[2]).

Durch diese Kunstausdrücke soll die Orientirung gegenüber einer beliebigen Reizrichtung, also nicht nur gegenüber der Richtung der Schwerkraft charakterisirt werden. Da wir aber in der Natur die Lage der Pflanze und ihrer Organe zunächst nach der Lothlinie abschätzen, so pflegt man in Bezug auf diese, unbekümmert um die orientirenden Ursachen, von orthotropen (besser parallelotropen) und plagiotropen Organen zu reden[3]). In der That steht diesem Gebrauche nichts im Wege, da sich ja, wo es darauf ankommt, die orientirenden Ursachen durch geoparallelotrop, photoplagiotrop, aitiotrop, autotrop etc. näher kennzeichnen lassen.

Thatsächlich wird die natürliche Lage der Organe nicht allein durch die tropistischen Reizwirkungen bestimmt. Denn einmal kommt nicht allen Organen eine tropistische Reactionsfähigkeit zu (II, p. 546, Kap. XIII, Abschn. 2), und zudem wird häufig durch das Zusammenwirken mit anderen Factoren eine Gleichgewichtslage herbeigeführt, die von der angestrebten tropistischen Orientirung etwas oder auch sehr erheblich abweicht. Indess werden die angedeuteten Orientirungen in vielen Fällen schon allein durch die tropistischen Reizreactionen erzielt, die in Anpassung an die bestimmten Aufgaben der Organe in verschiedener Weise ausgebildet sind. Dem entspricht es z. B., dass die Hauptwurzel zumeist positiv, der Hauptspross zumeist negativ parallelogeotropisch, die Seitenwurzeln, Rhizome, Ausläufer vielfach plagiogeotropisch reagiren. Ferner pflegen geotropische, heliotropische, chemotropische oder andere tropistische Sensibilitäten nur da ausgebildet zu sein, wo sie nutzbringend sind oder sein können. Da aber die verschiedenen tropistischen Reizbarkeiten sowohl vereint, als getrennt vorkommen, so ist damit erwiesen, dass es sich, analog wie bei den menschlichen

---

1) Ch. Darwin, l. c. p. 357.

2) Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 273; Schwendener und Krabbe 1892, Gesammelte Mittheil. Bd. II, p. 302. Auch in diesem Falle handelt es sich um eine entsprechende Verwendung der Wachsthumsthätigkeit, die durch eine tropistische Reizung veranlasst wird.

3) Bei der Unterscheidung von orthotropen und plagiotropen Organen hatte Sachs (Arbeit d. Botan. Instituts in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 227) wesentlich die Orientirung in Bezug auf die Lothlinie im Auge. Jedoch dürfte es nicht bedenklich sein, »Plagiotropismus« in dem angegebenen, allgemeinen Sinne anzuwenden. Da man aber orthotrop, im Gegensatz zu campylotrop oder skoliotrop (Czapek, Jahrb. für wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 312) benutzt, um anzuzeigen, dass ein Organ nicht gekrümmt, sondern gerade ist, so ist die Anwendung von »orthotrop« nicht gerade zweckmässig, um die »parallelotrope« Gleichgewichtslage zu kennzeichnen.

Sinnesorganen, um differente, specifische Sensibilitäten handelt (II, p. 360). Es ist desshalb verständlich, dass z. B. in dem einen Falle ein positiv geotropisches Organ auch positiv heliotropisch, in einem anderen Falle aber negativ oder plagio-heliotropisch reagirt, und dass in einem Organe die eine Sensibilität fehlen oder modificirt werden kann, ohne dass die andere oder die anderen Sensibilitäten eine Aenderung erfahren[1]).

Im allgemeinen werden, Hand in Hand mit der Differencirung und Ausgestaltung der functionell verschiedenwerthigen Organe, in zweckentsprechender Weise auch eine oder einige tropistische Sensibilitäten geschaffen (vgl. II, Kap. VII). Das geschieht nicht nur bei höheren, sondern sogar bei einzelligen Pflanzen, deren Sprosssystem oft anders reagirt, wie das Rhizoidsystem, dem unter anderm bei Phycomyces die heliotropische Empfindlichkeit abgeht, welche bei dem Sporangiumträger in ausgezeichneter Weise ausgebildet ist (II, § 112). Aber auch in den bereits differencirten (actionsfähigen) Organen tritt unter Umständen eine gewisse, oder auch eine erhebliche Modification der tropistischen Reaction ein. So haben wir (II, p. 390) gehört, dass nicht selten ein autogener Stimmungswechsel benutzt wird, um eine Veränderung der tropistischen Sensibilität und auf diesem Wege eine Modification der Orientirung eines Organes zu erzielen. Ferner kommt es vor, dass durch (diffuses) Licht, Temperatur oder andere Aussenbedingungen eine Umstimmung verursacht wird, die zur Folge hat, dass (z. B. bei gewissen Ausläufern und Rhizomen) ein bis dahin transversal geotropisches Organ in eine klinotrope oder parallelotrope Stellung übergeht und umgekehrt (I, p. 16; II, § 121, 131, 132). Dass aber auch schon durch Steigerung des Reizanstosses eine Verschiebung der Orientirung eintreten kann, beweisen z. B. der Faden von Vaucheria, der Sporangiumträger von Phycomyces, die Keimsprosse höherer Pflanzen, die bei genügender Erhöhung des Lichtreizes aus der positiv parallelotropischen in eine plagioheliotropische Lage übergehen, während sich die diatropen Blättchen von Robinia etc. bei Steigerung der einseitigen Beleuchtung aus der diatropen in die plagioheliotrope oder sogar in die parallelophototrope Gleichgewichtslage begeben (II, § 131). Reagiren nun auch nicht alle Pflanzen in so auffälliger Weise, so zeigen doch die angedeuteten und die bereits bekannten Beispiele, dass die Gleichgewichtslage, die ein Organ gegenüber einem bestimmten Tropisticum annimmt, mit den jeweiligen Umständen und Bedingungen variiren kann.

Aus dem Obigen ist zugleich zu ersehen, dass auch radiäre Organe plagiotropistisch reagiren können. Denn factisch sind Vaucheria, Phycomyces, die Seitenwurzeln erster Ordnung, gewisse Rhizome (Heleocharis, Sparganium, Scirpus etc. II, § 110) und Ausläufer (Lysimachia nummularia, Glechoma, Vinca etc. II, § 110, 131) nicht nur morphologisch, sondern auch physiologisch radiär, wie sich für die genannten Rhizome und Ausläufer daraus ergiebt, dass das tropistische Gleichgewicht nicht gestört wird, wenn durch Drehung um die eigene Längsachse eine andere Flanke erdwärts gewandt wird. Denn die physiologische Dorsiventralität eines tropistisch reactionsfähigen Organes ist eben dadurch charakterisirt,

---

1) Verschiedene Beispiele sind in den folgenden §§ zu finden. Einige Zusammenstellungen in Bezug auf Geotropismus und Heliotropismus bei Frank, Beiträge zur Pflanzenphysiolog. 1868, p. 89.

dass die stabile tropistische Ruhelage nur besteht, wenn eine bestimmte Flanke in bestimmter Weise gegen die Reizrichtung orientirt ist, dass also bei einem plagiotropen Organe auch eine gewisse Drehung um die eigene Längsachse Krümmungs- oder Torsionsreactionen veranlasst, die auf die Wiederherstellung der Gleichgewichtslage berechnet sind (vgl. II, p. 83). Diese wird natürlich nicht gestört, wenn man ein parallelogeotropes Organ um die Verticalachse so dreht, dass die Orientirung gegen die Lothlinie unverändert bleibt (über labile Gleichgewichtslagen vgl. II, § 125).

Da nun bei sehr vielen dorsiventralen Organen die plagiotrope Orientirung aus functionellen Rücksichten geboten oder vortheilhaft ist, so begreift man, dass sich dieselben (sofern sie reactionsfähig sind) zumeist plagiotropistisch verhalten, obgleich es der Pflanze möglich ist, auch dorsiventrale Organe mit parallelotropistischer Reactionsfähigkeit auszustatten. So ist der ausgezeichnet dorsiventrale Thallus von Marchantia zwar photoplagiotrop, aber (im Dunkeln) positiv geoparallelotrop (II, § 131) und, wie schon erwähnt wurde, nehmen gewisse Blätter im intensiven Sonnenlicht eine photoparallelotrope Lage ein[1]. Ferner werden z. B. Bodo saltans, sowie die Schwärmsporen gewisser Phaeophyceen etc. durch chemische, bezw. durch photische Reize parallelotactisch gerichtet, obgleich sie dorsiventral gebaut sind. Jedenfalls ist also zur Erzielung der plagiotropistischen Reactionsfähigkeit weder eine Composition aus differenten Zellen, noch eine morphologische oder physiologische Dorsiventralität nothwendig[2], die allerdings aus verschiedenen, noch mitzutheilenden Gründen die plagiotrope Orientirung begünstigen oder verursachen kann.

Sofern aber neben der tropistischen noch anderweitige Bewegungsbestrebungen thätig sind, kommt natürlich stets eine resultirende Gleichgewichtslage zu Stande. So wird schon durch die mechanische Wirkung des Eigengewichts zuweilen eine überwiegende Lastkrümmung erzielt, während diese in anderen Fällen unwesentlich oder unmerklich ausfällt (II, § 129). Ferner wird durch die Realisirung der tropistischen Krümmung eine physiologische (und mechanische) Gegenreaction hervorgerufen (II, p. 365, § 119). Ausserdem muss die tropistische Reaction durch eine jede beliebige autogene oder aitiogene Krümmungsthätigkeit beeinflusst werden und so ist es möglich, dass sich z. B. aus dem antagonistischen Zusammenwirken von epinastischer und negativ geotropischer Krümmungsthätigkeit eine kataklinotrope oder sogar eine anaklinotrope Lage ergiebt. Wenn dann ein Organ zugleich photonastisch, thermonastisch oder hydronastisch etc. (II, § 96—104) reagirt, so wird wiederum durch die Veränderung der (diffusen) Beleuchtung, Wärme, Feuchtigkeit etc. die aitiogene, epinastische oder hyponastische Krümmungsthätigkeit und damit die resultirende Gleichgewichtslage modificirt. Eine solche photonastische, thermonastische etc. Reaction wird sich aber auch bei der Steigerung der einseitigen Beleuchtung u. s. w. geltend machen, da hierbei in der Regel zugleich das Ausmaass der diffusen Einwirkung des Lichts etc. verändert wird.

---

1) Einige weitere Beispiele z. B. bei Noll, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 34, p. 478; Goebel, Organographie 1898, p. 59.

2) Sachs (Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 227) nahm an, dass sich alle dorsiventralen Organe plagiotrop stellen.

Aus dem Obigen ergiebt sich ohne weiteres, dass von demselben Agens, neben der tropistischen Reizwirkung, gleichzeitig eine oder einige andersartige Beeinflussungen ausgehen können. Denn abgesehen von der formalen Bedeutung von Temperatur, Licht u. s. w. (II, Kap. VI)[1], können diese Agentien unter anderm die tropistische Orientirungsbewegung und Gleichgewichtslage durch Auslösung thermonastischer, photonastischer etc. Reactionen, sowie durch die thermische, photische u. s. w. (directe und indirecte) Modification der tropistischen Reizstimmung (des tropistischen Tonus) modificiren. Auch werden durch die Schwerkraft gleichzeitig die geotropische Reaction und die mechanische Lastkrümmung verursacht, die wiederum bei Steigerung der Centrifugalkraft in einem ungleichen Verhältniss zunehmen (II, § 111).

§ 108. Fortsetzung.

Im allgemeinen wird man zunächst immer zu ermitteln haben, in wie weit die Herstellung einer Gleichgewichtslage durch die tropistische Wirkung eines Agens oder durch andere Factoren (bezw. durch eine Mitwirkung dieser) verursacht wird. Diese Zergliederung ist möglich, ohne dass uns eine tiefere Einsicht in die Reizprocesse, also auch in diejenigen Reizprocesse zur Verfügung steht, welche durch die einseitige Wirkung eines Agens veranlasst werden. Die nähere causale Aufhellung dieser tropistischen Reactionen ist somit eine Aufgabe für sich. Bei dem Studium dieser ist aber nicht zu vergessen, dass auch der einfachste tropistische Vorgang aus einer complicirten Processkette resultirt, und dass wir dem Verlauf und dem Resultat der Reaction nicht ansehen können, ob durch das Tropisticum ein oder einige Perceptionsprocesse ausgelöst oder auch Verschiebungen und Veränderungen in den sensorischen und motorischen Vorgängen veranlasst wurden (I, § 3; II, § 77). Es gilt dieses für den einzelligen Organismus ebenso, wie für einen Gewebecomplex, in dem ausserdem die differenten Zellen und Gewebe mit verschiedenen Eigenschaften und Reactionsfähigkeiten ausgestattet sein können.

Wahrscheinlich ist eine phototropische (oder geotropische u. s. w.) Reaction öfters die Resultante aus verschiedenen Reizen, die durch den einseitigen Angriff von Licht (oder Schwerkraft u. s. w.) ausgelöst werden. Jedenfalls lässt sich in gewissen Fällen nachweisen, dass durch ein Agens gleichzeitig zwei tropistische Reactionen veranlasst werden. Das ist sehr klar zu übersehen, wenn durch den tropistischen Einfluss einer Lösung gleichzeitig eine negativ osmotropische, sowie eine positiv chemotropische Reizung verursacht werden und durch den Antagonismus beider eine bestimmte Gleichgewichtslage erzielt wird. Denn da die osmotropische Reizung von jedem gelösten Körper nach Maassgabe seiner osmotischen Leistung ausgeübt wird, während die von der chemischen Qualität abhängige chemotropische Reizwirkung nur gewissen Stoffen zukommt, so ist es möglich, beide Reizwirkungen (die somit auf zwei nicht nothwendig verketteten Sensibilitäten beruhen) zu separiren und gesondert zu studiren (vgl. II, § 115, 149).

---

1) Hierher gehören auch die Modificationen der Wachsthums- und Bewegungsthätigkeit, die durch den Wechsel der Bedingungen veranlasst werden. (Vgl. Bd. II, p. 80.)

Uebrigens werden auch bei einem Organe, das zugleich phototropisch und thermotropisch empfindlich ist, die von einer Lichtquelle ausgehenden Strahlen zwei verschiedene Auslösungen bewirken. Zudem ist es nicht ausgeschlossen, dass z. B. die rothen und blauen Strahlen zwei besondere tropistische Processe auslösen, aus deren Zusammenwirken sich der tropistische Effect des gemischten Lichtes ergiebt (II, § 113).

Ferner liegen zwei besondere Reizwirkungen vor, wenn bei einem tropistisch reagirenden Objecte durch den einseitigen Angriff des Lichtes (oder der Schwerkraft u. s. w.) zugleich eine Dorsiventralität inducirt wird (II, § 43), was dann des weiteren zur Folge haben kann, dass sich das Organ in bestimmter (dorsiventraler) Weise plagiotrop gegen das Tropisticum orientirt. Eine solche Doppelwirkung tritt uns bei dem Thallus von Marchantia entgegen, bei dem durch die einseitige Beleuchtung eine stabile Dorsiventralität inducirt wird, und der in Folge dessen (dorsiventral) plagioheliotropisch reagirt (II, § 131). Jedoch auch bei dem Prothallium der Farne lassen sich die photogene Induction der labilen Dorsiventralität und die tropistische Orientirungswirkung des Lichtes sehr gut als zwei besondere Reizwirkungen erkennen (II, § 131). Ist aber mit der Dorsiventralität Epinastie oder Hyponastie verknüpft, so ist zugleich ein Bewegungsstreben geschaffen, das bei der stabilen Induction dauernd bleibt, bei der labilen Induction mit dieser veränderlich ist. Auch ist zu beachten, dass durch die Existenz einer (stabilen oder labilen) Dorsiventralität tropistische, photonastische etc. oder andersartige Reactionsfähigkeiten geschaffen oder modificirt werden können.

Aber auch ohne die Induction einer anatomischen oder morphologischen Dorsiventralität mögen durch ein Agens häufiger zwei verschiedene tropistische Reactionen ausgelöst werden. Das geschieht in den plagiotropen (radiären) Zweigen von Holzpflanzen, in welchen durch die einseitige Reizwirkung der Schwerkraft in der zenithwärts gewandten Hälfte ein epitropistisches, in der Unterseite ein hypotropistisches Krümmungsbestreben erweckt zu werden scheint[1]. Da dieses letztere schneller inducirt wird, aber auch schneller ausklingt, als die Reaction der Oberseite, so ist es möglich, die Existenz dieser antagonistischen Krümmungsbestrebungen nachzuweisen, was nicht angehen würde, wenn die Induction und die Nachwirkung bei beiden völlig gleich verliefen.

Sofern die beiden antagonistischen Auslösungen sich compensiren, wird natürlich keine Krümmung eintreten, die somit auch unterbleibt, wenn die beiden Krümmungsbestrebungen bei einer Veränderung der Angriffsrichtung des

---

1) Näheres II, § 131. Da beide Reactionen durch den Schwerkraftreiz veranlasst werden, so sind sie nach unserer Begriffsbestimmung jedenfalls als geotropische Krümmungsreactionen anzusprechen, gleichviel wie sie zu Stande kommen, und ob sie direct oder indirect ausgelöst werden. Die obige Auffassung würde also auch dann gerechtfertigt sein, wenn die epitropische Krümmung erst durch die Induction der hypotropischen Krümmungsbestrebung, oder als Gegenreaction gegen diese ausgelöst würde. Aus der specifischen Differenz von Inductions- und Reactionszeit, die sich auch bei allen tropistischen Reizen findet, ist wohl ein Argument für die Existenz zweier besonderer Reizwirkungen, aber keines gegen die geotropistische Qualität beider zu entnehmen. An früherer Stelle (II, § 76) ist schon dargethan, dass wir bei jeder tropistischen Reaction auch von Epinastie und Hyponastie reden können, wenn wir diese Ausdrücke nicht speciell für diejenigen Krümmungsreactionen reserviren wollen, welche durch diffuse Einflüsse verursacht werden.

Tropisticums in demselben Verhältniss zunehmen oder abnehmen. Das muss aber bei denjenigen Zweigen von Holzpflanzen der Fall sein, die trotz der Existenz von zwei antagonistischen geotropischen Auslösungen keine Krümmungsreaction ausführen, wenn ihre Lage gegen die Lothlinie verändert wird, die vielmehr in der ihnen aufgedrängten Richtung geradlinig fortwachsen (II, § 131). Denn eine relative Verschiebung der beiden antagonistischen Auslösungen müsste nothwendigerweise eine Krümmungsthätigkeit verursachen, die so lange dauerte, bis wiederum diejenige Lage gegen das Loth gewonnen wäre, in der sich die beiden antagonistischen (geotropischen) Actionen das Gleichgewicht hielten. Unter solchen Bedingungen wird also ein Organ immer in eine bestimmte Gleichgewichtslage geführt, gleichviel ob es sich um den Antagonismus von Bewegungsbestrebungen handelt, die durch ein oder zwei tropistische Agentien oder auf andere Weise hervorgerufen werden[1]. Auch bei dem schon (II, p. 552) erwähnten Zusammenwirken von osmotropischer und chemotropischer Reizung wird die Gleichgewichtslage in einer bestimmten Region der Diffusionszone erreicht, weil mit Steigerung der Concentration die negativ osmotropische Reizwirkung schneller zunimmt, als die positiv chemotropische. Ein analoges Verhältniss mag oft die Ursache sein, dass, wie es häufig zutrifft, die tropistische Gleichgewichtslage durch die Steigerung der Reizintensität verschoben wird (II, § 126).

Wir haben indess keinen Grund anzunehmen, dass die tropistische oder auch nur die plagiotropistische Gleichgewichtslage (ebenso die Veränderungen der Orientirung) stets aus dem Antagonismus von zwei (oder einigen) tropistischen Bewegungsbestrebungen resultiren, die durch das wirksame Tropisticum real ausgelöst werden. Denn offenbar kann doch bei dem Organismus, ebensogut wie bei einem Mechanismus, auch durch eine einzelne (directe) Auslösung eine bestimmte Gleichgewichtslage erzielt und modificirt werden. Das geschieht z. B. ebenfalls, wenn an einer entsprechend construirten Maschine durch weitere Drehung des auslösenden Hebels, also durch die Steigerung der auslösenden Wirkung, erzielt wird, dass an Stelle der bisherigen Vorwärtsbewegung eine Rückwärtsbewegung tritt. Auch zwingt die Thatsache, dass der Mensch durch Steigerung der Lichtintensität zu einer Wendung veranlasst wird, nicht zu der Annahme, dass durch die einseitige Beleuchtung in dem Menschen stets zwei antagonistische (reale) Bewegungsbestrebungen hervorgerufen werden.

Gleichviel ob zwei antagonistische Auslösungen im Spiele sind oder nicht, so ist doch immer eine (autogene oder aitiogene) Veränderung der Reizbarkeit nothwendig, wenn bei Constanz des Reizanstosses eine Veränderung der tropistischen Gleichgewichtslage eintreten soll. Uebrigens ergiebt sich aus der Erfahrung, dass in den Zellen gleicher Abstammung (je nach der besonderen Anpassung) bald diese, bald jene Reizbarkeit ausgebildet wird, dass auch die tropistischen Sensibilitäten nur potentiell vorhanden sind, dass also der Protoplast die Fähigkeit besitzt, durch bestimmte innere Constellationen eine jede einzelne Sensibilität zu schaffen und auch wieder zu beseitigen (II, Kap. VII, § 77, 125). Wie das möglich ist und erreicht wird, vermögen wir bei unserer mangelhaften Einsicht in den Bau und das Getriebe des Protoplasten nicht zu sagen. Auch ist an

---

1) Wir sehen hier und in Folgendem von den Wirkungen ab, die auf autogener Krümmungsthätigkeit und auf der Gegenreaction gegen die Krümmung etc. beruhen.

anderer Stelle (II, p. 361) schon auseinandergesetzt, dass und warum bei dem Zusammengreifen von zwei Reizungen — mögen diese durch einen oder zwei Reizanstösse ausgelöst werden — die Resultante nicht nach den Erfolgen bemessen werden kann, welche die Einzelreizungen hervorrufen. Insbesondere wurde auch hervorgehoben, dass zwei getrennte Perceptionen schon im Verlaufe der sensorischen Processe derart verschmelzen können, dass auf den motorischen Apparat nur ein einheitlicher Impuls ausgeübt wird. Auf diese Weise ist aber der unnütze Energieaufwand vermeidbar, der unvermeidlich wäre, wenn durch zwei Reize in vollem Maasse zwei antagonistische Bewegungsbestrebungen in Action gesetzt würden. Wenn sich also empirisch nachweisen lässt, dass durch einen tropistischen Reizanstoss nur ein Krümmungsstreben veranlasst wird, so ist desshalb doch möglich, dass zwei oder einige antagonistische Reizungen percipirt werden, die vor der Auslösung der motorischen Thätigkeit zu einem einheitlichen sensorischen Processe verschmelzen. Aber es ist auch möglich, dass, wie wir das bei physiologisch dorsiventralen Ranken kennen lernten (II, § 88), ein einseitiger Angriff zwar keine wahrnehmbare Bewegungsreaction erzielt, aber dennoch die tropistische Wirkung eines anderen oder auch eines qualitativ gleichen Reizes aufhebt.

Da sogar den habituell übereinstimmenden heliotropischen (ebenso den geotropischen etc.) Bewegungen ganz verschiedenartige Reizprocesse zu Grunde liegen können, so ist es umsomehr geboten, und auch durchaus zweckentsprechend, »Heliotropismus« etc. in dem schon II, p. 547 angegebenen Sinne als Gruppenbezeichnung für alle Bewegungsreactionen anzuwenden, die, gleichviel in welcher Weise, durch die einseitige (tropistische) Reizwirkung eines bestimmten Agens hervorgerufen werden. Dabei ist es also einerlei, ob im näheren durch die bestimmte Qualität des Reizanstosses in demselben Organe gleichzeitig ein oder einige Auslösungen bewirkt werden. Dagegen haben wir sachgemäss, ebenso wie bei dem Zusammenwirken von zwei Agentien, zwei besondere tropistische Reizungen dann zu unterscheiden, wenn dasselbe Agens durch zwei besondere Qualitäten gleichzeitig zwei verschiedene Auslösungen (z. B. eine chemotropische und eine osmotropische) verursacht. Andererseits gehört eine Orientirungsreaction zur Kennzeichnung des Tropismus, und ein nicht reagirendes Organ ist desshalb in jedem Falle als nicht heliotropisch, geotropisch etc. zu bezeichnen. Naturgemäss muss aber im näheren ermittelt werden, ob dieser tropistische Indifferentismus durch den Mangel einer Perception, durch eine Unterbrechung in der sensorischen Kette, durch die Auslösung von zwei sich in irgend einer Weise compensirenden antagonistischen Reizen, durch den Mangel der Actionsfähigkeit oder durch irgend eine andere Modalität bedingt ist.

§ 109. Fortsetzung.

Auch wenn über die maassgebenden Principien Klarheit herrscht, ist es in einem concreten Falle oft schwierig zu entscheiden, ob z. B. zur Herstellung der gegebenen plagiotropen Lage eine tropistische Reizwirkung ausreicht, oder ob die Mitwirkung anderer Factoren nothwendig ist. Da man aber öfters incorrecten Interpretationen begegnet, dürfte es zweckmässig sein (im Anschluss

an II, p. 551), an einigen einfacheren Beispielen kurz das Zusammenwirken einer tropistischen und einer anderweitigen Krümmungsthätigkeit zu erläutern.

Da man den Paralleloheliotropismus und Parallelogeotropismus eines Organes einzeln ermitteln kann, so ist es leicht festzustellen, dass die plagiotrope Lage eines Sprosses, welche sich ergiebt, wenn das Licht senkrecht gegen die Lothlinie gerichtet ist, aus dem Zusammenwirken von negativem Parallelogeotropismus und positivem Parallelophototropismus resultirt. Kommt aber z. B. die Plagiotropie eines Sprosses durch das Zusammenwirken von negativem Geotropismus und autogener Epinastie (II, § 79—82; § 119) zu Stande, so ist in dieser autogenen Campylotropie eine Krümmungsthätigkeit gegeben, die sich nicht ausschalten lässt, und der Spross wird also, bei alleiniger Einwirkung des Schwerkraftreizes, nicht die angestrebte parallelogeotrope Richtung gewinnen. Bei Eliminirung des Schwerkraftreizes am Klinostaten (II, § 114) schreitet aber die epinastische Krümmungsthätigkeit so lange fort, bis die autogene campylotrope Ruhelage erreicht ist[1]). Lässt man nun wiederum den Schwerkraftreiz in der üblichen Richtung einwirken, so wird die campylotrope Krümmung durch die negativ geotropische Reaction vermindert. Durch diese wird aber bei inverser Aufstellung des Sprosses die bestehende (autogene) Krümmung unterstützt, und endlich wird der sich geotropisch aufkrümmende Spross durch die verticale Lage wiederum in die resultirende plagiotrope Stellung geführt.

Die plagiotrope Lage kann sich aber ebensogut aus dem Zusammenwirken von autogener Epinastie und Plagiogeotropismus ergeben, wie es thatsächlich bei vielen Laubblättern der Fall ist, die durch das oft ansehnliche Zurückkrümmen am Klinostaten anzeigen, dass sie autogen campylotrop sind, und dass bei der Herstellung der normalen Orientirung die Reizwirkung der Schwerkraft betheiligt ist. Nach der Wiederherstellung des Schwerkraftreizes wird das Blatt durch eine Hebung wiederum in die normale plagiotrope Lage gebracht. Da diese aber auch dann erreicht wird, wenn man das Blatt vertical aufwärts, d. h. so richtet, dass es sich zur Herstellung der plagiotropen Lage senken, also im Sinne der epinastischen Krümmung über die autogene campylotrope Gleichgewichtslage hinaus bewegen muss, so resultirt die normale Gleichgewichtslage nicht aus negativem Parallelogeotropismus und Epinastie, sondern aus dieser und dem Klinogeotropismus.

Dass die Plagiotropie auch ohne den Antagonismus der epinastischen Bewegung zu Stande kommt, ergiebt sich aber daraus, dass das Blatt die plagiotrope Stellung auch dann gewinnt, wenn es durch die Lage des Stengels gezwungen ist, sich weit über die epinastische Gleichgewichtslage hinaus einzukrümmen. Demgemäss ist in diesem Falle die Epinastie für die Herstellung der Plagiotropie

---

1) Ein analoges Resultat erhält man, wenn man einen wachsthumsthätigen Stengel durch einen medianen Längsschnitt partiell spaltet (vgl. II, p. 68). Denn in den sich auswärts krümmenden Theilhälften sind ebenfalls Gebilde gegeben, denen nun eine autogene Epinastie zukommt. Stellt man ein Organ in Flankenstellung, d. h. so auf, dass die epinastische Krümmungsebene horizontal gerichtet ist, so wird in Folge der Eliminirung der geotropischen Gegenwirkung ebenfalls eine epinastische Krümmungsthätigkeit beginnen. Da aber zugleich die geotropische Reizung eine senkrecht zu dieser epinastischen Krümmungsebene gerichtete Bewegung hervorruft, so wird im allgemeinen eine schief ansteigende Bewegung zu Stande kommen.

nicht nothwendig, sondern nur ein mitwirkender Factor, der zuweilen derart zurücktritt, dass er die angestrebte plagiogeotrope Lage nur wenig alterirt. Ebenso können Photonastie oder andere Bewegungsbestrebungen, sofern solche durch die Aussenbedingungen ausgelöst werden, bei der Orientirung keine entscheidende Rolle spielen, wenn sich das Blatt stets in bestimmter Weise gegen die Richtung der Schwerkraft einstellt, gleichviel, ob es zu diesem Zwecke die supponirte Photonastie u. s. w. zu überwinden hat oder nicht. Aus der Erfahrung, dass das Blatt in der Gleichgewichtslage einen bestimmten Winkel mit der Reizrichtung, aber einen beliebigen Winkel mit dem tragenden Stengel bildet, ist ferner zu ersehen, dass von diesem keine entscheidende orientirende Wirkung ausgeht[1]).

Die Ansicht von de Vries (II, p. 560), dass die tropistische Reizung immer eine parallelotrope Reaction hervorrufe und dass demgemäss die plagiotrope Lage stets aus der Combination mit andersartigen Bewegungsbestrebungen resultire, ist in keiner Weise gerechtfertigt, und steht mit den schon mitgetheilten und angedeuteten empirischen Erfahrungen im Widerspruch. Es ist auch schlechterdings nicht einzusehen, warum die motorische Thätigkeit durch die tropistische Reizwirkung eines Agens nicht so dirigirt werden soll, dass eine plagiotrope Gleichgewichtslage zu Stande kommt[2]). Dass eine solche auch bei radiären, sowie bei vielzelligen und einzelligen Organen vorkommt, wurde bereits (II, p. 550) erwähnt.

Jedoch ist einleuchtend, dass die Art und Weise, wie gleichartige oder ungleichartige Zellen oder Gewebe zusammengefügt sind, in verschiedener Weise Bedeutung haben kann. So wird z. B. durch die symmetrische Gruppirung der Gewebe die autogene (epinastische) Krümmung vermieden, die nach der Längsspaltung eines Sprosses eintritt, und eine plagiotrope Orientirung der parallelogeotropen Längshälften verursacht (II, p. 556 Anm.). Wie in diesem Falle wird aber auch durch die Vereinigung von zwei Blättern (die man mit den Oberseiten aneinander legt) ein symmetrisches Gebilde erhalten, das (unter Umständen) geoparallelotropisch reagirt, weil sich nur in dieser Lage die entgegengesetzt gerichteten plagiogeotropen Krümmungsbestrebungen der beiden Blätter im Gleichgewicht befinden.

Bei dorsiventralen Organen stellen sich schon desshalb Verwickelungen ein, weil die physiologische Dorsiventralität häufig photonastische, thermonastische u. s. w.

---

1) Näheres siehe II, § 132, wo auch gezeigt wird, dass viele Blätter ebenfalls plagiophototrop reagiren, dass ferner das Eigengewicht zumeist keine entscheidende Rolle bei der Orientirung spielt. — Aus dem Mitgetheilten ist auch zu entnehmen, wie man unter Umständen empirisch entscheiden kann, ob ein Organ schon allein durch einen tropistischen Reiz in eine plagiotrope Lage gebracht wird. Auch ist einleuchtend, dass man, wenn es nöthig ist, durch eine entsprechende Aufstellung erzielen kann, dass die tropistische Gleichgewichtslage durch eine sehr geringe Einkrümmung erreicht wird, dass also die Gegenreactionen und die mechanischen Hemmungen, welche sich aus der Einkrümmung ergeben, eliminirt werden können. — Ueber Eigenrichtungen siehe II, § 119.

2) Falls durch intensive Beleuchtung der allein empfindlichen Spitze des Cotyledons von Paniceenkeimlingen eine plagiophototrope Lage erzielt wird, so kann es sich nur um eine directive Wirkung handeln, die von dem percipirenden Organ auf das reagirende Hypocotyl ausgeübt wird (vgl. II, § 120).

Reactionen mit sich bringt, die bei radiären Organen seltner in Frage kommen[1]). Es muss aber z. B. schon Einfluss auf den Ausfall der tropistischen Reaction haben, wenn etwa der Oberseite bezw. der Unterseite eines Organes eine geringere Actionsfähigkeit oder eine geringere oder andersartige Sensibilität zukommt. So hat die physiologische Dorsiventralität bei gewissen Ranken zur Folge, dass eine Krümmung nur erfolgt, wenn der Contactreiz gegen die sensible Flanke gerichtet ist (II, § 88). Ferner wird sich z. B. ein Stengel nicht parallel zur Lichtrichtung stellen, wenn eine Flanke eine schwächere heliotropische Sensibilität besitzt und dadurch (ebenso wie bei inäqualer Beleuchtung) in geringerem Grade gereizt wird, wie die antagonistische Hälfte des Sprosses. Da nun eine solche inäquale heliotropische Reizwirkung auch durch das Ueberstreichen einer Flanke mit Tusche erzielt werden kann, so ist (ceteris paribus) eine plagiotrope Orientirung auch dann zu erwarten, wenn durch die Bauverhältnisse eine einseitige Dämpfung des Lichteintrittes verursacht wird. Unter diesen Umständen wird also auch im diffusen Licht eine Reizkrümmung erfolgen, die man demgemäss als eine photonastische Reaction ansprechen muss, obgleich sie im näheren durch die inäquale phototropistische Reizung hervorgerufen wird (II, p. 357). Bei der Beurtheilung dieser und ähnlicher Verhältnisse ist allerdings Vorsicht geboten, wie z. B. die dorsiventralen Ranken zeigen, deren Rückenseite zwar nicht befähigt ist, eine Reizkrümmung auszulösen, aber dennoch eine thigmotropische Sensibilität besitzt, welche bewirkt, dass bei der gleichzeitigen Berührung der Bauchseite keine Reizkrümmung ausgelöst wird (II, § 88).

Eine inäquale Vertheilung der Sensibilität ergiebt sich auch daraus, dass sich ein dorsiventrales Organ nur bei einer bestimmten Orientirung in der plagiotropen Gleichgewichtslage befindet (II, p. 550). Aus der Thatsache, dass demgemäss bei einer jeden anderen Angriffsweise des Tropisticums eine Orientirungsbewegung ausgelöst wird, ist aber nicht des näheren zu ersehen, in wie weit etwa die Sensibilität der Spitze, der Basis und der Flanke einer phototropischen Schwärmzelle oder der Bauch- und Rückenseite eines dorsiventralen plagioheliotropischen Blattes etc. quantitative oder vielleicht auch qualitative Differenzen bieten[2]). Da die Orientirungsreactionen allgemein die Folge irgend einer Störung des Gleichgewichtszustandes sind, so kann man etwas Bestimmtes über die Vertheilung der Sensibilität auch daraus nicht entnehmen, dass ein plagiophototropes Blatt durch eine bestimmte Veränderung der Angriffsrichtung des Lichtes veranlasst werden kann, sich entweder durch eine positiv oder negativ gerichtete Krümmungsbewegung in die Gleichgewichtslage zurückzubegeben (II, p. 549), während bei der Beleuchtung der Unterseite immer eine nach der Lichtquelle hinzielende, also eine positiv gerichtete Bewegung ausgelöst wird. Wenn man desshalb unter diesen Umständen, in dem früher (II, p. 548) gekennzeichneten Sinne, von einer positiven Bewegungsrichtung reden will, so darf man nicht vergessen, dass die Bewegungsreaction auf die Herstellung der

1) Durch eine Krümmungsreaction bei Aenderung der diffusen Beleuchtung etc. wird eine physiologische Dorsiventralität angezeigt, die natürlich nicht anatomisch oder morphologisch bemerkbar sein muss. Andererseits ist mit einer morphologischen Dorsiventralität nicht nothwendig ein photonastisches etc. Reactionsvermögen verknüpft. Vergl. II, p. 83, 356, 476, 550.

2) Ueber labile Gleichgewichtslagen siehe II, § 125.

normalen plagiophototropen Lage berechnet ist, und desshalb so lange andauert, bis diese Orientirung erreicht ist.

Aller Voraussicht nach wird wohl die Vertheilung der Sensibilität und der Actionsfähigkeit etc. in verschiedener Weise und Combination zur Erzielung ähnlicher und differenter Enderfolge benutzt werden. Ein tiefere Einsicht in diese Verhältnisse ist indess erst mit einer besseren Kenntniss der Reizbedingungen und Reizprocesse zu erwarten.

Dass sich ferner die Verhältnisse durch die Modification der tropistischen Reizbarkeit, sowie durch das Eingreifen anderer Bewegungsbestrebungen sehr complicirt und schwer controlirbar gestalten können, ist aus den vorausgegangenen Erörterungen zur Genüge zu ersehen. An anderer Stelle (II, p. 512, vgl. auch II, § 122) ist auch darauf hingewiesen, dass man die Veränderung der Gleichgewichtslage, die bei Constanz des Schwerkraftreizes durch den Wechsel der diffusen Beleuchtung (oder der Temperatur etc.) veranlasst wird (je nachdem man die Schwerkraft oder das Licht in den Vordergrund stellt), als eine Folge der photogenen Modification der geotropischen Reizstimmung oder, mit gleichem Rechte, als eine photonastische Reaction ansehen kann, die durch die geogene Induction einer labilen Dorsiventralität ermöglicht wird.

Unserer Aufgabe gemäss haben wir aber zunächst an einfachere und durchsichtigere Fälle anzuknüpfen, um einmal an Beispielen darzulegen, welche Arten von Tropismen vorkommen und im Dienste des Organismus nutzbar gemacht werden, und um ferner darzuthun, was über das Wesen und die Ausführung der tropistischen Reizprocesse und Reactionen bekannt ist. Zum Schlusse (Abschn. V) soll dann an einigen Beispielen gezeigt werden, wie in der Natur gewisse Tropismen und Combinationen zur Erreichung bestimmter Ziele und Zwecke nutzbar gemacht werden. Wir setzen dabei naturgemäss die mit bestimmter Reactionsfähigkeit ausgestatteten Organe als gegeben voraus, gehen also nicht auf die inneren und äusseren Bedingungen ein, durch welche die Entstehung und Ausbildung der bestimmt reagirenden Organe veranlasst und modificirt wird (vgl. Bd. II, Kap. VI u. VII u. II, p. 368).

Historisches. Nachdem von Bonnet[1]) zahlreiche Thatsachen über Orientirungsbewegungen mitgetheilt und durch Knight, de Candolle u. s. w. die geotropischen und heliotropischen Reizbedingungen etwas näher präcisirt worden waren, wurde durch Dutrochet[2]) allgemein betont, dass Licht und Schwerkraft nur die veranlassende Ursache sind, also auslösend wirken. Dieser Forscher hat auch klar hervorgehoben, dass die Orientirung, in welcher die Organe in der Natur gefunden werden, durch das verschiedenartige Zusammenwirken von Geotropismus, Heliotropismus, Eigengewicht, Eigenrichtung u. s. w. zu Stande kommen. Wie fernerhin die Kenntniss der einzelnen Orientirungsreactionen, sowie das Zusammenwirken dieser unter sich und mit anderen Factoren u. s. w., durch Hofmeister, Frank, Sachs, de Vries, Ch. und Fr. Darwin, Pfeffer, Wiesner, Krabbe, Vöchting u. A. gefördert und erweitert wurde, ist aus der näheren Behandlung des Gegenstandes in Folgendem zu ersehen. Aus

1) C. Bonnet, Untersuch. üb. d. Nutzen d. Blätter 1762.

2) Dutrochet, Recherch. anatomiq. et physiolog. 1824, p. 92. — Vgl. diesen Bd. II, p. 368, wo auch mitgetheilt ist, dass Dutrochet in späterer Zeit z. Th. zu irrigen Auffassungen hinneigte.

Kapitel XIII und XIV ergiebt sich auch, dass unsere Einsicht in diese Reizvorgänge durch das Studium der tropistischen Reizreactionen der freibeweglichen Organismen sehr gefördert wurde.

Nach Dutrochet wurde eine umfassende Untersuchung über die Ursachen, durch welche die verschiedenartige Orientierung der Pflanze und ihrer Organe bedingt ist, von Frank[1]) angestellt. Wenn wir sachgemäss von einzelnen Irrthümern und den (übrigens separirt gehaltenen) unbefriedigenden, theoretischen Betrachtungen (Annahme einer Polarität der Zellhaut) absehen, so steht diese Arbeit in den allgemeinen Grundzügen auf demselben Boden, von dem wir auch heute ausgehen. Das gilt auch in Bezug auf die Annahme des transversalen (plagiotropen) Heliotropismus und Geotropismus, deren Berechtigung derzeit nicht mehr zweifelhaft sein kann[2]). Es war also ein Irrthum, als de Vries[3]), unter der unerwiesenen Voraussetzung, dass die einseitige Einwirkung von Licht und Schwerkraft nur eine parallelotrope Orientirung bewirke, zu erweisen suchte, dass die plagiotrope Lage stets durch das Zusammenwirken von Parallelotropismus mit einer anders gerichteten Bewegungsbestrebung herbeigeführt werde. Von dieser Ansicht ging auch Sachs[4]) in einer Studie aus, in der wichtige Erörterungen über die plagiotrope Orientirung, besonders der dorsiventralen Organe, enthalten sind. Insbesondere wurde in dieser Arbeit auch hervorgehoben, dass

---

1) A. B. Frank, Die natürl. wagerechte Richtung von Pflanzentheilen 1870; Botan. Zeit. 1873, p. 17.

2) Für die Existenz von Transversalheliotropismus haben sich fernerhin zunächst Ch. Darwin (Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 374) und Fr. Darwin (Linnean Society Journal 1881, Bd. 18, p. 420) ausgesprochen, und auch von mir (Pfeffer, Pflanzenphysiol. I. Aufl. 1881, Bd. 2, p. 291) wurde betont, dass die empirischen Erfahrungen die Annahme von Transversalheliotropismus und Transversalgeotropismus fordern. Die Arbeiten von Vöchting (Bot. Ztg. 1888, p. 200); Krabbe (Jahrb. f. wiss. Bot. 1889, Bd. 20, p. 211); Schwendener und Krabbe (1892, Gesammelte Abhandlg. Bd. II, p. 255 u. s. w.) (vgl. auch Czapek, Jahrb. f. wiss. Botan. 1898, Bd. 32, p. 271) haben dann weitere Beweise dafür erbracht, dass schon allein durch die tropistische Reizwirkung von Licht oder Schwerkraft eine plagiotrope Orientirung verursacht werden kann. — In der ersten Auflage der Physiologie Bd. 2, p. 287, 290, 300 u. s. w. ist auch »Photonastie« etc. in dem gleichen Sinne wie in dieser Auflage (vgl. II, p. 356) aufgefasst und von den tropistischen Reactionen unterschieden. Späterhin sind freilich diese differenten Krümmungsreactionen von verschiedenen Forschern nicht genügend auseinander gehalten worden.

3) H. de Vries, Arbeit d. Botan. Instituts in Würzburg 1872, Bd. 1, p. 223. — Hierher gehört auch die Ansicht von Wiesner (Die heliotropischen Erscheinungen 1880, II, p. 50), nach der die fixe Lichtlage der Blätter aus dem Antagonismus von negativem Geotropismus und negativem Heliotropismus der Oberseite zu Stande kommen soll. Vgl. diesen Bd. II, § 131, 132.

4) J. Sachs, Arbeit. d. Botan. Instituts zu Würzburg 1879, Bd. 2, p. 226. — Es ist natürlich nichts damit gewonnen, wenn man den Parallelotropismus dadurch zu retten sucht, dass man sich z. B. den Thallus von Marchantia durch senkrecht zur Fläche geführte Schnitte in cylindrische Elemente zerlegt denkt, die parallel zur Lichtrichtung stehen (Sachs, l. c. p. 254). Eine nähere Discussion dieser Vorstellung macht schon die Thatsache unnöthig, dass sich auch einzellige Organe verschieden orientiren, und dass in gewissen Fällen (vgl. II, § 112, 124) durch die Intensität eines Reizes eine parallelotrope Reaction in eine plagiotrope übergeführt wird. Es ist aber selbstverständlich möglich, durch das Zusammenfügen von paralleloheliotropen Zellen ein flächenförmiges Gebilde aufzubauen, dessen Fläche senkrecht gegen die Lichtreizung zu stehen kommt. — Ueber die irrige Annahme, dass der Plagiogeotropismus der Seitenwurzeln durch eine unzureichende parallelogeotropische Reizwirkung bedingt sei, vgl. II, § 122.

durch dasselbe Agens gleichzeitig verschiedenartige Krümmungsbestrebungen verursacht werden können.

Uebrigens ist es nicht richtig, dass sich, wie Sachs (l. c.) annimmt, ein tropistisch reagirendes, dorsiventrales Organ stets plagiotrop orientirt (vgl. II, p. 551). Ebenso ist es nicht zutreffend, dass durch die Vereinigung von plagiotropen Objecten zu einem radiären oder bilateralen Gebilde eine parallelotropistische Reactionsfähigkeit gewonnen werden muss. Denn die klinotrope Orientirung wird u. a. nicht modificirt, wenn man plagiotrope einzellige oder vielzellige Organe symmetrisch zu einem einheitlichen Ganzen verkettet. Auch erhält man z. B. bei der medianen Längsspaltung eines diatropen Rhizomes (II, p. 550) zwei dorsiventrale, klinotrope Gebilde, deren Vereinigung also ein plagiotropes Organ liefert. Natürlich wird die Realisierung einer Krümmung immer aufgehoben, wenn zwei Gebilde mit gleichem Krümmungsbestreben (gleichviel wie dieses verursacht wird) in antagonistischer Weise verkettet werden. Es ist auch schon (II, p. 557) darauf hingewiesen, dass durch die Vereinigung von zwei plagiogeotropen Blättern unter gewissen Voraussetzungen ein parallelogeotropes Organ entstehen kann. Ein solches Resultat ist ebenso zu erwarten, wenn z. B. der plagiotrope Thallus von Marchantia, Peltigera u. s. w. durch Zusammenwickeln zu einem cylindrischen, radiären Gebilde geformt wird. In wie weit von der Pflanze eine derartige Formirung von radiären Gebilden angewandt wird, um ohne Veränderung der plagiotropistischen Reactionsfähigkeit eine parallelotrope Orientirung zu erzielen, muss dahin gestellt bleiben. Denn dasselbe Resultat kann, und zwar auch bei dorsiventralen Organen, durch die (autogene oder aitiogene) Modification der tropistischen Reactionsfähigkeit erreicht werden. Eine solche Umstimmung dürfte nach Noll[1]) in der That mitwirken, um die parallelotropische Reaction des Apotheciumträgers von Peltigera u. s. w. herzustellen, da die Erhebung des den Apotheciumträger bildenden Thalluslappens beginnt, bevor sich derselbe zu einem Cylinder zusammengewickelt hat. Auch reagiren nach Noll nicht alle Blätter parallelotrop, während sie in der Knospenlage zu einem Cylinder zusammengewickelt sind, führen aber mit dem Fortschreiten der Entwickelung eine plagiotropistische Orientirungsbewegung auch dann aus, wenn die Blätter durch Umwickeln mit einem Faden gezwungen sind, zusammengerollt in der Knospenlage zu verharren.

Abschnitt II.

Uebersicht über das Vorkommen der verschiedenen Tropismen.

§ 110. Geotropismus.

Bekanntlich ist die Ausbildung der geotropischen und phototropischen Sensibilität in ausgedehnter Weise nutzbar gemacht, um die Pflanze und ihre Organe in die zweckentsprechende Lage zu bringen. In der That ist die continuirlich in der Lothrichtung wirksame Schwerkraft vortrefflich geeignet, um, insbesondere bei den festgewurzelten Landpflanzen, die allgemeinste

1) Noll, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 34, p. 478.

Orientirung herbeizuführen, also zu veranlassen, dass die verschiedenwerthigen Organe vermöge ihrer specifischen Sensibilität in den Boden oder in die Luft, d. h. in das ihren functionellen Aufgaben entsprechende Medium gelangen. Je nach der Receptionsfähigkeit der Pflanze und den obwaltenden Verhältnissen wirken bei der näheren Orientirung andere tropistische Reize mit, unter denen bei den aus dem Boden hervortretenden Organen die heliotropischen Auslösungen eine besonders hervorragende Rolle spielen. Es ist auch durchaus zweckentsprechend, dass bei letzteren die heliotropische Reizwirkung häufig derart überwiegt, dass diejenigen Organe, welche auf die Ausnutzung des Lichtes angewiesen sind, im allgemeinen die günstige (phototropische) Lichtlage auch dann gewinnen, wenn zu diesem Zwecke die geotropischen Bestrebungen überwunden werden müssen[1]).

Es ist aber begreiflich, dass in anderen Fällen die phototropische Reaction zur Herbeiführung von Bewegungen dient, die nicht gerade auf die Ausnutzung des reizenden Agens, des Lichts, berechnet sind. Das ist z. B. der Fall bei Luftwurzeln, Ranken u. s. w., die durch ihren negativen Heliotropismus gegen die Stütze gelenkt werden, sowie bei den Sporangienträgern verschiedener Pilze, die ausgezeichnet positiv phototropisch reagiren.

Dass es aber Organe giebt, die nicht oder doch nicht erheblich geotropisch oder heliotropisch reagiren, beweisen unter anderm Seitenwurzeln höherer Ordnung, Dornen, Haare, ferner das Stämmchen der Mistel, die nach allen Raumrichtungen orientirt sind, die also durch die bestimmt gerichtete Reizwirkung der Schwerkraft und des Lichtes nicht aus derjenigen Lage abgelenkt werden, welche sie aus anderen Ursachen einnehmen. Auch würde z. B. die geotropische Reaction für ein Pilzmycelium, welches das auszubeutende Substrat nach allen Richtungen durchwandern soll, unter Umständen sogar nachtheilig werden können.

Nach diesen Vorbemerkungen sollen nun einige Beispiele für die geotropische und fernerhin für die heliotropische Sensibilität mitgetheilt werden, ohne dass an dieser Stelle das häufige Zusammenwirken dieser Reactionen näher berücksichtigt wird (vgl. II, p. 556; § 131, 132).

Da die lothrechte Stellung der Hauptachsen im allgemeinen durch die geotropische Sensibilität bedingt ist, so wird nach dem Umlegen oder Umkehren der Pflanze auch im Dunkeln (in den actionsfähigen Theilen II, § 128) in der Wurzel eine positiv, in dem Spross eine negativ geotropische Krümmungsbewegung ausgelöst, durch welche diese Organe wieder in die parallelotrope Gleichgewichtslage zurückgeführt werden (Fig. 63).

Ferner ist z. B. die anaplagiotrope Gleichgewichtslage der Seitenwurzeln 1. Ordnung durch den specifischen Geotropismus bedingt, da diese Organe immer zu demselben Grenzwinkel (derselben Lage gegen das Loth) zurückkehren, gleichviel in welche Lage sie durch die horizontale, geneigte oder umgekehrte Aufstellung der tragenden Hauptwurzel gebracht werden[2]). Aus diesem

---

1) Ueber die verschiedenartige Bedeutung der Reizwirkung von Licht und Schwerkraft für formative Prozesse vgl. Bd. II, § 23 ff. und § 29.

2) Von Dutrochet (Recherch. s. l. structure d. animaux et d. végétaux 1824, p. 102) wurde die Richtung der Seitenwurzeln als Resultante aus Eigenwinkel und

Verhalten ergiebt sich zugleich, dass diese Seitenwurzeln physiologisch radiär sind, und dass bei der Herstellung der normalen Gleichgewichtslage die von der Hauptwurzel ausgehenden, directiven Wirkungen (nämlich der Eigenwinkel) keine entscheidende Rolle spielen (vgl. II, § 119).

Natürlich müssen bei derartigen Versuchen alle Aussenbedingungen constant erhalten werden, da z. B. bei den Seitenwurzeln der geotropische Erfolg durch die Aussenverhältnisse (II, § 121, 122) und ebenso durch die Reizintensität (II, § 124) modificirt wird. Auch ist zu beachten, dass die Seitenwurzeln am Hypocotyl und der Basis der Wurzel vermöge ihrer specifischen geotropischen Eigenschaften häufig eine mehr oder minder horizontale (diatrope) Gleichgewichtslage annehmen, während die ferner von der Basis entspringenden Seitenwurzeln mit dem Lothe einen Grenzwinkel von 60—80 oder zuweilen bis zu 45 Grad bilden. Um aber eine allseitige Ausbeutung des Erdreichs zu sichern, muss bei den Seitenwurzeln 2. und 3. Ordnung die geotropische Sensibilität zurücktreten, und thatsächlich kommt nach Sachs (l. c. p. 631) den Seitenwurzeln 2. Ordnung von Zea mais nur eine geringe, denen von Cucurbita pepo keine merkliche geotropische Reactionsfähigkeit zu. Aus dieser speciellen Anpassungserscheinung folgt natürlich nicht, dass in allen Fällen die Seitensprossungen in einem geringeren Grade geotropisch oder heliotropisch sind als die Tragachse.

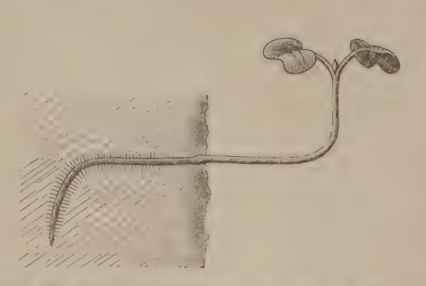


Fig. 63. Keimpflanze von Brassica nigra, bei der nach der horizontalen Aufstellung Wurzel und Spross durch die geotropische Krümmung wieder in die Verticalstellung gebracht sind.

Den besonderen Aufgaben entsprechend sind unter andern die Haftwurzeln von Epheu, Orchideen, Aroideen etc. gewöhnlich nicht oder nur in geringem Grade geotropisch, dagegen vielfach heliotropisch empfindlich. Bei den Athemwurzeln (Pneumatophoren) wird dagegen, so weit bekannt, das Hervortreten aus dem Schlamm und dem Wasser durch die Ausbildung eines negativen Geotropismus erzielt[1]). Da aber bei verschiedenen Pflanzen (Zuckerrohr, Palmen etc.), wenn sie in nasser Erde cultivirt werden, gewisse Wurzeln aus dem Boden hervortreten[2]), so ist näher zu ermitteln, ob dieses Verhalten stets auf negativem Geotropismus oder auf anderen Ursachen beruht (über Aerotropismus vgl. II,

---

Geotropismus angesehen. Näher aufgehellt wurde dieses Thema von Sachs (Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1874, Bd. 1, p. 602). Vgl. ferner F. Czapek, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1895, Bd. 104, Abth. 1, p. 1197; Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 328, 1898, Bd. 32, p. 247; A. Schober, Bot. Ztg. 1898, p. 1; J. M. Guillon, Compt. rend. 1901, Bd. 132, p. 589. — Ueber die Sensibilität der Wurzelspitze vg. Bd. II, § 120.

1) Lit.: Karsten, Bibliothec. botanic. 1891, Heft 22, p. 49, 55; Schimper, Botan. Mitthlg. a. d. Tropen 1891, Heft 3, p. 37; Went, Annal. d. Jard. botan. d. Buitenzorg 1894, Bd. 12, p. 26; Goebel, Organographie 1900, II. Th., p. 479. — Ueber die Keimwurzel von Trapa vgl. Kerner, Pflanzenleben 1887, Bd. I, p. 83. — Ueber negativ geotropische Luftwurzeln vgl. auch Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen 1880, Bd. II, p. 77.

2) Vgl. auch J. Sachs, Flora 1893, p. 4. Nach J. Eriksson, Botan. Centralbl. 1895, Bd. 61, p. 273 finden sich auch bei Carex arenaria und einigen Sandpflanzen nach aufwärts wachsende Wurzeln.

§ 115), oder ob vielleicht die negativ tropistische Stimmung nur unter diesen Aussenbedingungen zur Ausbildung kommt.

Naturgemäss ist auch bei den Stengelorganen das geotropische Reactionsvermögen zweckentsprechend ausgebildet. So wird den meisten horizontal wachsenden Rhizomen ihre Lage durch die diageotropische Reaction gesichert. In diese Gleichgewichtslage kehren somit nach dem Ablenken sowohl die krümmungsfähigen Partien der dorsiventralen, als auch der physiologisch radiären Rhizome zurück, zu welchen unter andern die Wurzelstöcke von Heleocharis palustris, Sparganium ramosum und Scirpus maritimus gehören[1]). Ebenso sind physiologisch radiär die unterirdischen Ausläufer von Adoxa moschatellina, Trientalis europaea, Circaea lutetiana, welche im Dunkeln, also im Boden, eine mehr oder minder horizontale Lage annehmen, durch diffuse Beleuchtung aber eine geotrope Stimmungsänderung erfahren, die zur Folge hat, dass diese Organe in eine anaklinotrope und unter Umständen in eine nahezu anaparallelotrope Stellung übergehen[2]).

Ein positiver Geotropismus scheint den abwärts wachsenden Rhizomen von Yucca, Cordyline etc. zuzukommen[3]). Ferner bewirkt positiver Geotropismus die Abwärtskrümmung des Blüthenstiels von Papaver, der sich später durch die Ausbildung von negativem Geotropismus erhebt und die aufblühende Blüthenknospe in die aufgerichtete Lage bringt[4]). Ein derartiger Stimmungswechsel wird, wie schon früher mitgetheilt ist, zuweilen, aber nicht in allen Fällen, benutzt, um die in einen Laubspross übergehende Spitze sympodialer Rhizome aus dem Boden und in die verticale Lage zu führen, oder um eine Lageänderung von Blüthenknospen, Blüthen, Früchten oder auch von einzelnen Blüthentheilen herbeizuführen. Uebrigens sind die Blüthenhülle und die Sexualorgane nur bei einzelnen Pflanzen in erheblichem Grade geotropisch[5]).

---

1) F. Elfving, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1880, Bd. 2, p. 489; F. Czapek, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1895, Bd. 104, Abth. 1, p. 1218. Ueber den geotropischen Stimmungswechsel, welcher in sympodialen Rhizomen mit dem Auswachsen der Endknospen zu positiv geotropischen Laubsprossen verknüpft ist, vgl. II, § 121, 122. — Nach R. Barth, Die geotrop. Wachsthumskrümmung d. Knoten 1894, p. 35 reagiren die unterirdischen Ausläufer von Triticum repens nicht merklich geotropisch.

2) E. Stahl, Berichte d. botan. Gesellschaft 1884, p. 385; K. Goebel, Botan. Zeitung 1880, p. 790; Czapek, l. c. p. 1230; A. Rimbach, Fünfstück's Beitr. z. wiss. Bot. 1899, Bd. 3, p. 201. Vgl. Bd. II, § 121, 131.

3) Vgl. Bd. II, p. 194 u. die dort citirte Literatur.

4) Bd. II, p. 390; § 121 u. die an diesen Stellen citirte Lit. In diesen Studien ist auch nachgewiesen, dass es sich um eine wahre positiv geotropische Krümmung, also nicht um eine durch mechanischen Zug bewirkte Senkung handelt. [Wiesner (Sitzungsb. d. Wien. Akadem. 1902, Bd. 111, Abth. 1, p. 747) sieht neuerdings die Abwärtskrümmung des Blüthenstiels von Papaver nicht als positiv geotropische Krümmung an.]

5) Einige Lit. ist II, p. 391 und II, § 131, 132 angeführt. [Wiesner, Sitzungsb. d. Wiener Akademie 1902, Bd. 111, Abth. 1, p. 760.] Durch einen entsprechenden Wechsel der geotropischen Eigenschaften (vielleicht z. Th. in Verbindung mit einem Wechsel der heliotropischen Eigenschaften) wird auch erzielt, dass sich der Stiel des Blüthenstands, bezw. d. Blüthe von Trifolium subterraneum, Arachis hypogaea etc. nach dem Abblühen abwärts krümmt und die reifende Frucht in die Erde führt. Darwin,

Dass der Geotropismus bei der Orientirung der plagiotropen Haupt- und Seitensprosse zum Theil in hervorragender, zum Theil in untergeordneter Weise oder gar nicht betheiligt ist, wird weiterhin (II, § 131, 132) mitgetheilt werden. Bei dieser Gelegenheit soll auch auf die Sprosse von Lysimachia nummularia, Atriplex latifolia, Polygonum aviculare u. s. w. eingegangen werden, die bei guter Beleuchtung (bezw. je nach dem Ausmaass der Temperatur) geoplagiotrop, bei Lichtmangel aber nahezu oder völlig positiv geoparallelotrop reagiren (vgl. auch II, § 131). Ueber den Einfluss der Temperatur auf die geotropische Stimmung und Gleichgewichtslage siehe II, p. 511 und II, § 121, 122.

Bei der Behandlung der Blattorientirung (II, § 132) wird sich zeigen, dass die Laubblätter vielfach geoplagiotrop sind. Dass aber in gewissen Blättern für bestimmte Zwecke eine positiv geotropische Reactionsfähigkeit ausgebildet wird, beweisen die Keimpflanzen von Phönix, Allium, Yucca, bei welchen durch den positiven Geotropismus einer Partie des Samenlappens die Wurzel und die Sprossachse in den Boden geführt werden[1]). In dieser Weise functionirt nach Copeland[2]) bei den jugendlichen Keimpflanzen von Lupinus albus, Robinia pseudacacia, Helianthus annuus, Cucurbita pepo u. s. w. das hypocotyle Glied, dessen anfänglich positiver Geotropismus mit der Weiterentwickelung bald durch negativen Geotropismus abgelöst wird.

Unter den einzelligen Organismen sind die Sporangienträger von Phycomyces nitens, Mucor mucedo u. s. w. stark negativ geotropisch[3]), während das Mycelium dieser Pilze[4]), sowie die Ausläufer von Mucor stolonifer[5]) nicht merklich geotropisch reagiren. Bei Bryopsis muscosa und Caulerpa prolifera[6]) sind dagegen die Rhizoiden positiv, der Spross negativ geotropisch. Aehnlich verhalten sich Nitella und Chara[7]), deren Spross mit einem ansehnlichen negativen Reactionsvermögen ausgestattet ist. Negativ geotropisch sind ferner die Perithecienträger von Xylaria carpophila, Claviceps purpurea, sowie die Stiele verschiedener grosser Hutpilze[8]). Bei diesen letzteren kommt aber den Lamellen, Röhren und Stacheln des Hymeniums ein positiver Geotropismus zu[9]). Uebrigens wird bei den Pilzen und den Algen[10]) die geotropische Sensibilität im allgemeinen in

---

Bewegungsvermögen 1881, p. 439; H. Ross, Malpighia 1892, Fasc. VII—IX; G. Huth, Ueber pericarpe, amphicarpe und heterocarpe Pflanzen 1890.

1) J. Sachs, Bot. Ztg. 1863, p. 59; 1862, p. 241; E. B. Copeland, Botanical Gazette 1901, Bd. 31, p. 410. [Neubert, Jahrb. f. wiss. Bot. 1902, Bd. 38, p. 119. Allium.]

2) J. B. Copeland, l. c. Der maassgebende Reiz scheint in diesem Falle durch die Wurzelspitze percipirt zu werden. Vgl. II, § 120.

3) Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 286; Sachs, Arbeit. d. Würzburger Instituts 1879, Bd. 2, p. 222; Wortmann, Bot. Ztg. 1881, p. 368; S. Dietz, Unters. a. d. Botan. Institut zu Tübingen 1888, Bd. 2, p. 482; K. Steyer, Reizkrümmungen bei Phycomyces nitens. Leipzig. Dissertation 1901, p. 6.

4) Kny, Sitzungsb. d. Botan. Vereins f. Brandenburg 12. Juni 1881; Steyer, l. c. p. 28. — Von Kny (l. c.) und Stammeroff, Flora 1897, p. 148, wurde unter anderm auch bei Pollenschläuchen eine geotropische Reaction vermisst.

5) Wortmann, l. c. p. 384.

6) Noll, Arbeit. d. Würzburger Instituts 1888, Bd. 3, p. 467; Klemm, Flora 1893, p. 472, und die in diesem Bande II, p. 189 citirte Lit. Vgl. ebenda die Abbildung von Bryopsis.

7) Hofmeister, l. c. p. 286; Richter, Flora 1894, p. 408.

8) J. Schmitz, Linnaea 1843, Bd. 17, p. 474; Zopf, Die Pilze 1890, p. 208.

9) Sachs, Experimentalphysiologie 1865, p. 93; Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 93.

10) Einige Angaben z. B. bei Berthold, Jahrb. f. wiss. Botan. 1882, Bd. 12, p. 572.

geringerem Grade zu Orientirungsbewegungen benutzt, als bei den höher differencirten, insbesondere bei den landbewohnenden Pflanzen.

Ueber den Geotropismus von Marchantia [1]) vgl. II, § 131. Einige Angaben über Jungermannien bei Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 294; Frank, die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzenth. 1870, p. 66. Ueber Laubmoose vgl. E. Bastit, Revue générale d. Botan. 1891, Bd. 3, p. 380; B. Jönsson, Bot. Ztg. 1899, Referate p. 132. — Ueber Geotaxis vgl. diesen Bd. II, § 147.

§ 111. Geotropismus. Methodisches.

Aus der Erfahrung, dass die Organe einer Pflanze überall auf unserem Planeten eine bestimmte Orientirung zur Lothlinie annehmen, und in diese nach der Ablenkung durch die Eigenthätigkeit zurückkehren, lässt sich derzeit folgern, dass die Schwerkraft die Ursache derjenigen Orientirungsbewegungen sein muss, durch welche die besagte Gleichgewichtslage hergestellt wird. Diese Schlussfolgerung war indess in früheren Zeiten keineswegs naheliegend. So ist es begreiflich, dass die fraglichen Beziehungen erst von Knight [2]) durch den Nachweis sichergestellt wurden, dass die Centrifugalkraft auf die Pflanze ebenso wirkt, wie die Schwerkraft. Wie nämlich dieser Forscher zeigte, krümmen sich bei einer Pflanze, die auf einer genügend schnell rotirenden Scheibe befestigt ist, die Keimwurzel in centrifugaler, der Spross in centripetaler Richtung so lange, bis sie in Bezug auf die Centrifugalrichtung wiederum parallelotrop gestellt sind. Diese Gleichgewichtslage wird ungestört erreicht, wenn die Centrifugalkraft in einer verticalen Ebene wirksam ist, weil unter diesen Umständen die einseitige Wirkung der Schwerkraft eliminirt ist. Befindet sich aber die Pflanze auf einer horizontal stehenden Rotationsscheibe, so sind Centrifugalkraft und Schwerkraft senkrecht aufeinander gerichtet, und es muss sich demgemäss eine resultirende Lage ergeben. In der That nehmen jetzt die Hauptwurzel und der Hauptspross eine ähnliche Gleichgewichtslage ein, wie ein daneben befestigtes, freibewegliches Pendelchen, sie bilden also bei gleicher Energie von Centrifugalkraft und Schwerkraft mit der Lothlinie einen Winkel von ca. 45 Grad und nähern sich mit zunehmender Centrifugalwirkung mehr und mehr der Horizontalen [3]).

Da die tropistische Reizung von der einseitigen (asymmetrischen) Wirkung des Agens abhängt, so unterbleibt eine geotropistische Krümmung, wenn durch eine gleichmässige Drehung der Keimpflanze etc. erzielt wird, dass

---

1) Die einzelligen Rhizoiden dieser Pflanze sind negativ geotropisch. Mirbel, Mémoir. d. l'Academ. royale d. Paris 1835, Bd. 13, p. 354; Pfeffer, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1871, Bd. 1, p. 89.

2) T. A. Knight, Philosoph. Transactions 1806, I, p. 99. Eine Uebersetzung in Ostwald's Klassikern Nr. 62. Knight benutzte ein Wasserrad und stellte Rotationsversuche in horizontaler und verticaler Ebene an. — Die ältere und neuere Literatur ist ausführlich zusammengestellt bei Cisielski, Unters. über d. Abwärtskrümmung d. Wurzel, Dissertation 1870. Diese Arbeit ist, jedoch ohne die ausführliche Literaturübersicht, auch enthalten in Cohn's Beiträgen z. Biologie 1871, Bd. 1, Hft. 2. — Vgl. auch Sachs, Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 209.

3) Vgl. Wigand, Botan. Untersuch. 1854, p. 149; Hofmeister, Jahrb. f. wiss. Botan. 1863, Bd. 3, p. 141.

eine jede Flanke gleich lang und gleich stark der auslösenden Wirkung der Schwerkraft ausgesetzt ist. Dieser Erfolg wird aber, wie leicht einzusehen ist, ebenso erreicht, wenn man die Keimpflanze etc. parallel oder senkrecht zur horizontal stehenden Achse des Klinostaten[1]) befestigt, die bei gleichmässiger Geschwindigkeit etwa in 3—40 Minuten eine Umdrehung ausführt[2]). Denn diese Umdrehungsschnelligkeit, durch die noch keine nennenswerthe Centrifugalwirkung bewirkt wird, genügt, um bei der üblichen Reactionszeit (II, § 123) zu verhindern, dass sich der Spross, die Wurzel u. s. w. in der jeweiligen Reizebene krümmen und, wie es bei einer genügend langsamen Drehung der Fall sein muss, eine aitiogene Circumnutation ausführen[3]).

Ebenso unterbleibt eine heliotropische Krümmung, wenn die vertical stehende Pflanze um die eigene Achse gedreht und hierdurch die tropistische Wirkung der einseitigen Beleuchtung eliminirt wird. Es lässt sich aber auch gleichzeitig die heliotropische und geotropische Wirkung aufheben, indem die Drehachse des Klinostaten horizontal und senkrecht gegen die Beleuchtungsrichtung aufgestellt wird. Hierbei ist jedoch zu beachten, dass unter Umständen eine geringe phototropische Reaction dadurch ausgelöst wird, dass dieselbe Flanke des Objectes bei einer jeden Umdrehung eine gewisse Zeit in den Schatten der Klinostatenachse oder (wie z. B. bei der Cultur von Pilzen auf einem Brotwürfel) in den Schatten des Substrates geräth. Andererseits wird nur die geotropische, aber nicht die phototropische Reaction sistirt, wenn die Klinostatenachse parallel zu den Lichtstrahlen gerichtet ist, und die Pflanzen senkrecht zu dieser Achse, also so orientirt sind, dass während der Umdrehung immer dieselbe Seite des Stengels, der Wurzel etc. der Lichtquelle zugewandt bleibt[4]).

Wollen wir diese Betrachtungen, bei denen wir zunächst radiäre Organe im Auge hatten, auf physiologisch dorsiventrale Gebilde ausdehnen, so ist zu beachten, dass letztere vielfach aitionastische Bewegungen ausführen, d. h. durch die Veränderung der homogenen (diffusen) Aussenbedingungen zu einer Krümmungsbewegung veranlasst werden (II, § 96). Eine solche photonastische Bewegung tritt z. B. auch dann ein, wenn man durch Drehung auf dem Klinostaten bewirkt, dass die von einer Seite kommende Beleuchtung in genügend schneller zeitlicher Aufeinanderfolge alle Flanken des reizbaren Organs trifft, dass also dieses in denselben Reiz- und Reactionszustand versetzt wird, wie eine feststehende Pflanze, die von allen Seiten gleich stark beleuchtet wird. Dasselbe

---

1) Diese Bezeichnung wurde von Sachs (Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 217) eingeführt, welcher zuerst die langsamen Drehungen in ausgedehnter Weise zur Eliminirung der geotropischen Reaction nutzbar machte. Denn diese Methode war bei Hunter (Transact. Soc. Imp. med. 1800, II; citirt nach A. P. de Candolle, Pflanzenphysiol. 1835, Bd. 2, p. 556; Fr. Darwin, Linnean. Soc. Journal 1881, Bd. 18, p. 425); Dutrochet; Wigand (vgl. Sachs, l. c.) nur beiläufig in Anwendung gekommen.

2) In den meisten Fällen ist eine Umdrehungsschnelligkeit zwischen 10—30 Minuten zu empfehlen.

3) Vgl. Bd. II, p. 248, 392; Fr. Darwin und D. Pertz, Annals of Botany 1892, Bd. 7, p. 245; 1903, Bd. 17, p. 93.

4) Auf diese Weise vermochte z. B. Wiesner (Die heliotropischen Erscheinungen 1878, I, p. 55; 1880, II, p. 76; vgl. auch H. Müller, Flora 1876, p. 76) an gewissen, wenig empfindlichen Pflanzen eine heliotropische Reaction zu erzielen, an denen eine solche ohne Elimination der geotropischen Induction nicht eintrat.

gilt für andere Agentien, also auch für die Schwerkraft, die wir freilich practisch nicht derart auf eine feststehende Pflanze einwirken lassen können, dass in keinem Augenblick ein tropistischer Einfluss vorhanden ist.

Soweit die tropistische Wirkung bestimmte Stimmungszustände, Reizungen und Reactionsbestrebungen verursacht, fallen diese im allgemeinen am Klinostaten ebensogut aus, wie bei allseitiger (homogener) Einwirkung eines Agens auf die feststehende Pflanze. Alle diese Verhältnisse, sowie die sich daraus ergebenden Consequenzen sind aber bei der Beurtheilung der Klinostatenversuche wohl zu beachten. Dass nachweislich in gewissen Fällen bestimmte Sensibilitäten, Reactionsbefähigungen und Reactionsbestrebungen erst durch die tropistische Wirkung und Inanspruchnahme ermöglicht und veranlasst werden, haben wir bereits gehört[1]). Ferner dürften öfters zwei Reizungen schon im sensorischen Theil verschmelzen (II, p. 361, 555, § 126), so dass die Auslösung der mechanischen Krümmungsaction unterbleibt, wenn derselbe Reizanstoss gleichzeitig oder in schneller Aufeinanderfolge auf zwei oder alle opponirte Flanken wirkt.

Unter solchen Umständen fällt z. B. bei den dorsiventralen Ranken die thigmotropische Reaction aus (II, § 88), und dieser Erfolg wird natürlich auch erzielt werden, wenn man die schnell aufeinander folgenden Contactreizungen nicht mit der Hand ausführt, sondern in geeigneter Weise (bei feststehendem Contactkörper) durch die Drehung der Pflanze auf dem Klinostaten zu Stande kommen lässt. Bei diesen und bei den sich ähnlich verhaltenden dorsiventralen Organen wird bei genügender Ausdehnung des Zeitintervalls zwischen den alternirenden Reizungen (also auch bei entsprechend langsamer Drehung des Klinostaten) eine tropistische Krümmungsreaction eintreten, weil dann eine Action ausgelöst wird, die durch die Reizwirkung auf die antagonistische (different reagirende) Flanke nicht zum Rückgang gebracht wird. Bleibt dagegen bei langsam oder schnell aufeinander folgender Reizung zweier oder aller antagonistischen Flanken das Verhältniss der Reizerfolge in den antagonistischen Geweben unverändert, so ist zu erwarten, dass dieselbe Gleichgewichtslage eingenommen wird, wie bei einer gleich starken, allseitigen Reizung. Das wird aber nicht mehr der Fall sein, wenn das besagte Verhältniss Verschiebungen erfährt.

Diese und andere Erwägungen zeigen, dass bei dorsiventralen Organen die tropistische Reaction am Klinostaten nicht in allen Fällen vollständig aufgehoben wird, dass aber in der Regel, bei genügend schneller Klinostatendrehung, der Erfolg ähnlich ausfallen wird, wie bei einer Pflanze, gegen die man dasselbe Agens allseitig wirken lässt. Jedoch ist bei solchen Vergleichen zu beachten, dass es unter Umständen auch auf die Angriffsrichtung ankommt, wie ja die Erfahrung lehrt, dass der Grasknoten, der bei verticaler Stellung ausgewachsen ist, zur Wachsthumsthätigkeit angeregt wird, wenn er sich in horizontaler Lage am Klinostaten befindet, so dass die Schwerkraft senkrecht und allseitig auf ihn einwirkt (II, p. 126, § 128). Auch ist es schon desshalb nicht einerlei, ob die Lichtstrahlen bei homogener Angriffsweise parallel oder senkrecht zu einem

---

1) Vgl. II, § 121, 122; p. 418, 509.

Organ gerichtet sind, weil in dem letzteren Fall mehr Licht in das Innere eines cylindrischen Organs eindringt. Die Schwärmzellen, die trotz der schnellen Eigendrehung um die Längsachse phototactisch reagiren, sind ferner ein Beispiel dafür, dass die tropistische Reizwirkung bei einer bestimmt gearteten Sensibilitätsvertheilung durch die Klinostatendrehung nicht eliminirt wird (II, § 142).

Diesen mannigfachen und verwickelten Verhältnissen ist bei Czapek[1]) und Noll[2]) nicht in vollem Umfang Rechnung getragen. So nimmt der erstere, aber nicht der letztere an, dass die tropistische Reizwirkung der Schwerkraft in jedem Falle durch eine genügend schnelle Klinostatendrehung aufgehoben werden könne. Uebrigens vermisst man in den Discussionen dieser Forscher wiederholt eine zureichende Auseinanderhaltung der tropistischen und nastischen Reizungen und Reactionen und der physiologischen Veränderungen (Reizstimmung etc.), die mit dem Uebergang von der anomogenen zu der homogenen Reizwirkung verknüpft sein können[3]).

Es bedarf keiner besonderen Erörterungen, wie man zu verfahren hat, um durch Umlegen oder Umkehren von Pflanzen eine geotropische Krümmungsbewegung hervorzurufen. Will man bei Keimpflanzen gleichzeitig Stengel und Wurzel beobachten, so kann man die Objecte in dampfgesättigter Luft aufstellen. Dabei empfiehlt es sich, den nicht mehr krümmungsfähigen Theil der Wurzel mit nassem Fliesspapier zu umgeben, und dieses dadurch dauernd feucht zu halten, dass das freie Ende des Papiers in Wasser herabhängt. Um Wurzeln, Rhizome etc. in Erde oder Sägespänen beobachten und nöthigenfalls auch beleuchten zu können, verwendet man durchlöcherte Zink- oder Holzkästen, deren Breitseiten von Glasscheiben gebildet werden, hinter denen die Wurzel etc. untergebracht ist[4]). Abgeschnittene Zweige etc. steckt man vortheilhaft in nassen Sand, der an der einen Seite eines mit Deckel versehenen, grossen Zinkkastens aufgehäuft ist.

Als Klinostat ist natürlich ein jeder Apparat verwendbar, der eine gleichmässige Umdrehung gestattet. Sehr exact und practisch ist der in Fig. 64 abgebildete Klinostat, welcher nach meinen Angaben von dem Mechaniker Albrecht in Tübingen angefertigt wird[5]). Als Triebkraft dient ein sehr starkes Federuhr-

---

1) Czapek, Jahrb. f. wiss. Botan. 1898, Bd. 32, p. 189, 270; Bericht. d. botan. Gesellsch. 1901, Generalvers. p. (129).

2) Noll, Flora 1893, p. 357; Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 34, p. 459. [Bericht. d. Botan. Gesellsch. 1902, p. 409.]

3) Thatsächlich kann es sich nur darum handeln, ob am Klinostaten derselbe Effect erzielt wird, wie bei allseitig gleicher Angriffsweise des Agens. Es ist also bei diesen Fragen ohne Belang, dass sich tropistische und nastische Reactionen nicht streng auseinanderhalten lassen (vgl. II, p. 357). Aus den Erörterungen auf p. 357 (Bd. II) ergiebt sich ferner ohne weiteres, dass man auch annehmen kann, bei einem diffus beleuchteten Stengel wirke jeder eindringende Lichtstrahl, ebenso wie bei einseitiger Beleuchtung, phototropisch reizend, und eine Krümmung unterbleibe nur desshalb, weil die Reizungen antagonistisch gleich ausfallen. Da ferner ein jeder Lichtblitz, und voraussichtlich auch die kürzeste einseitige Schwerkraftwirkung, als Reiz empfunden werden (vgl. Bd. II, § 123), so wird auch bei schnellerer Klinostatendrehung die phototropische, geotropische Reizung nicht wirklich aufgehoben, sofern ein Organ unter den obwaltenden Bedingungen seine Sensibilität bewahrt.

4) Sachs, Arbeit d. Botan. Instituts in Würzburg 1873, Bd. 1, p. 387. — Ueber eine geotropische Kammer siehe Sachs, Flora 1895, p. 293.

5) Vgl. Botan. Zeitg. 1887, p. 27.

werk, mit Flügelregulation, das unter der Schutzhülle *a* an dem Deckel *b* des schweren Kastens *h* befestigt ist. An einem der (zwei oder drei) Zapfen, welche an der entgegengesetzten Seite des Deckels hervorstehen, ist in Fig. 64 *A* mittelst des Universalgelenks *f* die Achse *c* befestigt, welche auf den beweglichen Rollen des Stativs *d* ruht. Dieselbe trägt in der Figur eine Einrichtung *g* zum Befestigen eines Blumentopfes, an deren Stelle aber z. B. auch ein Halter gesetzt werden kann, der gestattet, die Topfpflanze senkrecht zur Achse *c* zu fixiren. Bringt man an Stelle der Achse *c* die längere Achse *m* (Fig. 64 *B*), so lassen sich an diese mit Hilfe von Korken *l* Keimpflanzen etc. befestigen. Zur Demonstration empfiehlt es sich, über die Achse *m* den Glascylinder *i* zu schieben. Enthält dieser Cylinder etwas Wasser, so wird in Folge der Umdrehung die Glaswand benetzt und, durch Verhindern des Beschlagens, durchsichtig erhalten. Ausserdem können

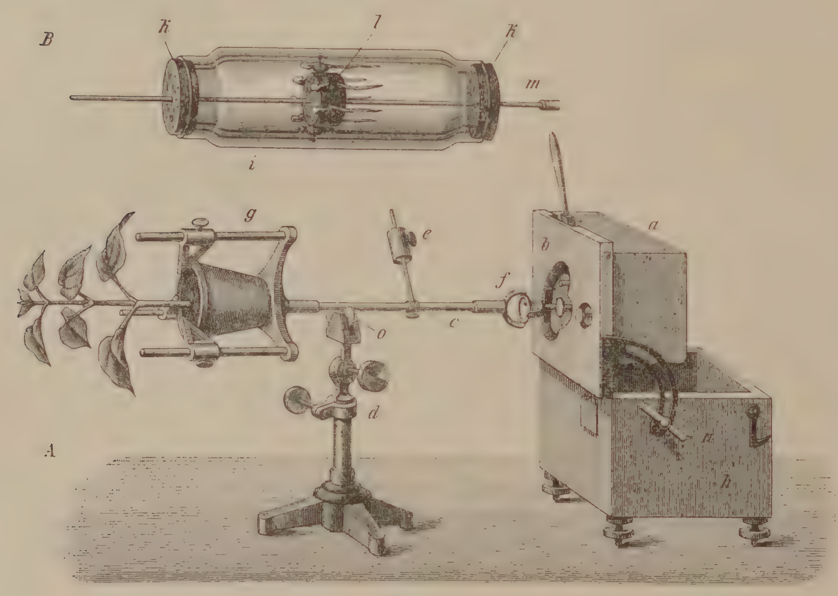


Fig. 64.

die Keimpflanzen durch Papierstreifen, welche der Glaswand anliegen, in der auf der vorigen Seite angegebenen Weise dauernd mit Wasser versorgt werden.

Schliesst man den Kasten *h* durch Zurückschlagen des Deckels *b*, und steckt man auf einen der Triebzapfen ein Tischchen, so lassen sich nunmehr Blumentöpfe u. s. w. in verticaler Stellung um die eigene Achse drehen. Ferner kann man der Achse *c* u. s. w. eine beliebige Neigung geben, indem man den Deckel *b* in schiefer Lage durch die Klemmschraube *n* fixirt und das Lager *o* entsprechend einstellt. Auch lässt sich an Stelle der Achse *c* eine Riemscheibe aufstecken, und mit Hilfe einer Seiltransmission z. B. eine unter Wasser befindliche Glaswelle in Bewegung setzen[1]). Der Apparat besitzt eine solche Betriebsenergie, dass man mit demselben gleichzeitig einige Blumentöpfe in Drehung

1) Vgl. J. Richter, Flora 1894, p. 409; P. Klemm, Flora 1893, p. 476. Am besten verwendet man als Transmissionsriemen eine ringförmig zusammengefügte, starkwandige Kautschukröhre.

setzen kann, die in geeigneter Weise an der horizontalen Achse *c* befestigt sind[1]). Besonders bei einer so ansehnlichen Inanspruchnahme muss für Aequilibrirung, d. h. dafür gesorgt sein, dass der Apparat in jeder Phase der Umdrehung ungefähr dieselbe Arbeit zu leisten hat. Man erzielt dieses, indem man durch Lösung der Klemmschraube hinter *f* die Achse *c* in Freiheit setzt, darauf den Stab *e* vertical aufwärts stellt und das an demselben befindliche Laufgewicht so verschiebt, dass bei der Umdrehung der Achse *c* in jeder Lage Gleichgewicht besteht, dass also die einseitige Ueberlastung äquilibrirt ist. Durch die Verstellung der Regulirflügel und durch eine Verschiebung im Laufwerk lässt sich eine jede Umlaufzeit zwischen 2 und 70 Minuten, bei dem Apparat mit 3 Triebzapfen sogar zwischen 2 Minuten und 8 Stunden herstellen.

Zu diesem Apparat hat Fitting in jüngster Zeit ein Ansatzstück bauen lassen, das erlaubt, die Pflanze nach einer gewünschten Zeit um 180 Grad oder um einen anderen Betrag zu drehen. Auf diese Weise lässt sich also z. B. erreichen, dass die Flanke der Pflanze, die bisher der Lichtquelle oder dem Erdmittelpunkt zugewandt war, nach einer gewissen Zeit in die abgewandte Lage und nach einem bestimmten Intervall wieder in die frühere Lage u. s. w. gebracht wird[2]).

Es ist hier nicht geboten, die verschiedenen, von anderen Forschern[3]) construirten Klinostaten zu beschreiben, die übrigens nur zum Theil den an ein Präcisionsinstrument zu stellenden Anforderungen entsprechen, und von denen, soweit ich beurtheilen kann, keiner an Exactheit und allseitiger Verwendbarkeit den soeben beschriebenen Klinostaten erreicht oder übertrifft. Ein sehr einfacher Klinostat, der für manche Zwecke, z. B. für Demonstrationen, brauchbar ist, lässt sich übrigens für einige Mark aus einer sog. amerikanischen Weckeruhr herstellen, an der man durch die Einschaltung einer entsprechenden Zahnradübersetzung z. B. eine Triebachse mit halbstündiger Umdrehungszeit gewinnen kann. Indem an diese ein Glasstab durch Ueberschieben eines kräftigen Gummischlauchstückes befestigt wird, erhält man eine horizontale Welle, an der Keimpflanzen etc. fixirt werden können. Befestigt man ausserdem das Uhrwerk in verstellbarer Weise in einen Metallbügel, so lässt sich der Drehachse eine verticale, geneigte oder horizontale Lage geben.

Zur Prüfung der Wirkung einer erhöhten Centrifugalkraft kann selbstverständlich eine jede schnell rotirende Scheibe benutzt werden. Ein Apparat, der mit einem Wassermotor betrieben wird und alle möglichen Abstufungen der Flieh-

---

1) Siehe A. Fischer, Botan. Ztg. 1890, p. 705.

2) Einen intermittirenden Klinostat einfacherer Art, der aber nicht so mannigfache Modificationen erlaubt, hat Fr. Darwin (Annals of Botany 1892, Bd. 6, p. 245) benutzt. — Eine intermittirende Drehung würde sich auch leicht unter Zuhilfenahme elektromagnetischer Auslösung erzielen lassen. Wie man an meinen Klinostaten eine einfache Vorrichtung anpassen kann, die es gestattet, electrische Auslösungen in kurzen oder langen, sowie in äqualen oder inäqualen Intervallen zu erzielen, ist aus meinen Andeutungen in den Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 738 zu ersehen.

3) Vgl. z. B. Fr. Darwin, Linnean Soc. 1881, p. 449; Wortmann, Ber. d. Bot. Gesellsch. 1886, p. 245; Klemm, Flora 1893, p. 472; Hansen, Flora 1897, Ergzbd. p. 352; W. Oels, Pflanzenphysiol. Unters. 1893, p. 50. — Auch aus den im Handel befindlichen kräftigen Triebwerken (Preis ca. 60 Mark), die zum Drehen eines Tisches etc. in Schaufenstern bestimmt sind, lässt sich ein Klinostat construiren, indem man die Umdrehungsschnelligkeit durch die Veränderung der Flügelregulation oder durch die Einschaltung einer Ankerregulation entsprechend verlangsamt. — Sofern ein constant temperirtes Zimmer nicht zur Verfügung steht, lassen sich die Versuchsobjecte durch eine von Czapek (Ber. d. Botan. Gesellsch. 1900, p. 131) beschriebene Vorrichtung bei constanter Temperatur halten.

kraft bis zu 40 g gestattet, ist in den Untersuch. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1881, Bd. 1, p. 57 beschrieben. Im Leipziger Institut befindet sich ein mit einem 1 pferdigen Gasmotor betriebener Apparat, bei dem die verschiedenen Umdrehungsschnelligkeiten mit Hilfe von Stufenscheiben und zwei conischen Wellen hergestellt werden[1]. Ausserdem habe ich mir nach dem Princip der Milchcentrifuge einen Apparat bauen lassen, der Centrifugalwirkungen bis zu 4000 g liefert[2]. Andererseits lassen sich sehr geringe Centrifugalwirkungen mittelst des oben beschriebenen Klinostaten gewinnen[3].

Mit Hilfe dieser Abstufungen lässt sich für die Centrifugalwirkung, also auch für die Schwerkraft, die Reizschwelle und das Verhältniss zwischen Reizgröße und Reactionsgröße ermitteln (II, § 124). Jedoch ist zu beachten, dass mit zunehmender Centrifugalwirkung die Massenbeschleunigung (das Gewicht) derart steigt, dass schliesslich die activen Krümmungsbestrebungen überwunden, die Pflanze und ihre Organe also mechanisch gebeugt werden (II, § 29, § 128).

§ 112. Heliotropismus.

Fassen wir als Heliotropismus alle diejenigen Orientirungsbewegungen zusammen, welche, gleichviel wie sie im näheren zu Stande kommen, das gemeinsam haben, dass sie durch die einseitige Beleuchtung (Lichtdifferenz) ausgelöst werden, so ist damit eine handliche Begriffsbestimmung gewonnen (II, p. 547). Da aber durch den diffusen Beleuchtungswechsel auch anderweitige Reactionen (durch Photonastie, durch Stimmungswechsel etc.) hervorgerufen werden können, so ist es, insbesondere bei dorsiventralen Organen, nicht immer leicht zu entscheiden, ob die Krümmungsreaction durch eine heliotropische oder eine anderweitige Auslösung, bezw. durch eine Combination verschiedener Vorgänge, verursacht wird[4]. Ferner ist zu beachten, dass auch die heliotropische Gleichgewichtslage mit der Lichtintensität verschoben werden kann und in manchen Fällen sogar so weit modificirt wird, dass die Richtung der Krümmungsbewegung umgekehrt wird.

Eine solche Umkehrung ist besonders auffällig bei denjenigen Schwärmzellen, die bei schwacher einseitiger Beleuchtung positiv phototactisch reagiren,

---

1) Vgl. Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 304. Die Centrifugalwirkung berechnet sich nach der bekannten Formel $\frac{4\pi^2.R}{gt^2}$, bei der $\frac{4\pi^2}{g}$ (= 4,024) eine Constante ist. R = Radius in Metern, t = Umdrehungszeit in Secunden. Aus der Formel ist zu ersehen, dass die Anwendung eines grossen Radius zur Erzielung einer bestimmten Schwungkraft den Vortheil gewährt, dass die Fliehkraft für die gleiche Zunahme des Abstandes vom Rotationscentrum langsamer zunimmt. — Ueber einfachere, aber z. B. zur Demonstration geeignete Centrifugalapparate vgl. u. a. W. Oels, l. c. p. 51; Detmer, Pflanzenphysiol. Practicum 1895. II. Aufl., p. 384; Hansen, Flora 1893, Ergzbd. p. 352. — Mit Hilfe von genügend constant gehenden, kleinen Wassermotoren, Gasmotoren, Heissluftmotoren, Electromotoren und geeigneten Reductionstransmissionen kann man natürlich auch langsame Klinostatendrehungen erzielen.

2) M. Mottier, Annals of Botany 1899, Bd. 13, p. 326, arbeitete seiner Zeit mit einer minder leistungsfähigen Milchcentrifuge.

3) Vgl. Czapek, l. c. p. 305.

4) Vgl. Bd. II, § 107—109 etc. Ueber formative Erfolge vgl. Bd. II, § 23-27.

bei genügender Steigerung der Lichtintensität aber sich plötzlich umwenden, also sich negativ phototactisch verhalten (II, § 145). Eine analoge Veränderung der Gleichgewichtslage ist indess auch, in Bezug auf die Krümmungsbewegungen, bei radiären Organen verschiedener Pflanzen (Vaucheria, Phycomyces, Keimstengel von Lepidium u. s. w.) constatirt, die bis zu einer gewissen Lichtintensität positiv phototropisch reagiren, nach Ueberschreitung dieser Grenze aber, je nach der Steigerung der Lichtintensität, eine anaplagiotrope, diatrope, kataplagiotrope, oder endlich sogar eine negativ parallelotrope Gleichgewichtslage annehmen[1]. Derartige Verschiebungen treten (analog wie bei den Schwärmzellen) bei gewissen Pflanzen schon bei mässiger, bei anderen Pflanzen erst bei sehr hoher Lichtintensität ein, und können natürlich dann nicht beobachtet werden, wenn die Reaction noch nicht durch diejenige Lichtintensität hervorgerufen wird, die ohne Schaden ertragen wird (II, § 69). In dieser Weise scheinen sich manche Pflanzen zu verhalten, während bei anderen, nach den unten mitgetheilten Versuchen, die Ablenkung aus der positiv heliotropischen Gleichgewichtslage erst bei sehr hoher Lichtintensität eintritt und desshalb unter normalen Vegetationsbedingungen nicht vorkommt. Dagegen reagiren die Ranken von Vitis und Ampelopsis nach Wiesner[2] nur bei sehr schwacher einseitiger Beleuchtung positiv und schon bei mässiger einseitiger Beleuchtung negativ heliotropisch. Daraus folgt aber nicht, dass bei jedem negativ heliotropischen Organ durch genügende Abschwächung der einseitigen Beleuchtung ein positiver Heliotropismus nachweisbar sein muss. Uebrigens ist es begreiflich, dass die Angaben über die phototropische Reaction und den Wechsel der phototropischen Gleichgewichtslage nicht immer übereinstimmen, weil die maassgebende tropistische Stimmung etc. mit dem Entwickelungsstadium, den Aussenbedingungen u. s. w. veränderlich ist[3].

Nachdem N. J. C. Müller[4] bei den Keimlingen von Lepidium, Stahl[5] bei den Fäden von Vaucheria, Berthold[6] bei einigen Meeresalgen constatirt hatten, dass die positiv heliotrope Lage bei stärkerer Lichtwirkung in eine plagiotrop bis negativ phototrope Lage übergeht, wurden ausgedehntere Untersuchungen von Oltmanns angestellt, der zunächst[7] ebenfalls mit Sonnenlicht, später[8] mit

---

1) Hier sind positive und negative Bewegung in dem Bd. II, p. 548 angegebenen Sinne zu nehmen. Es ist aber nicht zulässig, die transversale Stellung mit Oltmanns (l. c.) als eine indifferente Lage anzusehen, da sie, ebensogut wie jede andere Lage, einer durch den Reiz herbeigeführten Gleichgewichtslage entspricht.

2) Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen 1880, II, p. 38. Vgl. Bd. II, p. 419. Ueber phototactische Umkehrungen vgl. Bd. II, § 145.

3) Vgl. Bd. II, § 107, 119. Nach Oltmanns, Flora 1897, p. 7, reagiren z. B. die jüngeren Fruchtträger von Phycomyces positiv heliotropisch bei einer Lichtintensität, welche bei den älteren Fruchtträgern eine transversale oder negativ heliotropische Gleichgewichtslage hervorruft.

4) N. J. C. Müller, Botanische Unters. 1872, Bd. 1, p. 57.

5) Stahl, Botan. Zeit. 1880, p. 412; Botan. Centralbl. 1882, Bd. 12, p. 142. Vgl. Oltmanns, Flora 1892, p. 214.

6) Berthold, Jahrb. f. wiss. Botan. 1882, Bd. 13, p. 574 ff.

7) Oltmanns, Flora 1892, p. 214. Ueber die Abstufung des Lichts durch Anwendung von Tuschprismen siehe Oltmanns, l. c. p. 183 und Jahrb. f. wiss. Botan. 1892, Bd. 23, p. 416.

8) Oltmanns, Flora 1897, p. 1. Näheres über die Methode vgl. Oltmanns

einer starken elektrischen Bogenlampe operirte. Bei diesen Experimenten ergab sich, dass die transversale (diaheliotropische) Gleichgewichtslage von dem Sporangiumträger des Phycomyces nitens da angenommen wurde, wo die Helligkeit im Strahlenkegel 25000 Hefnerlampen betrug, während derselbe Erfolg bei den Keimlingen von Lepidium sativum und Hordeum erst bei 500000—600000 Hefnerlicht eintrat[1]). Uebrigens lassen die Beobachtungen in der Natur vermuthen, dass radiäre Organe verschiedener Pflanzen bei schwächerer einseitiger Beleuchtung eine positiv parallelotrope, bei directer Besonnung eine mehr oder weniger plagiophototrope Gleichgewichtslage annehmen[2]). Auch ändert sich bei vielen dorsiventralen Organen die Gleichgewichtslage mit der Intensität der einseitigen Beleuchtung. Ist nun in vielen Fällen der Complex von Factoren und Reactionen nicht aufgeklärt, durch welchen ein solcher Erfolg erzielt wird, so ist doch so viel gewiss, dass bei dem Zustandekommen der Lichtlage von Blättern, der Prothallien der Farne, des Thallus von Marchantia, der plagiotropen Sprosse des Epheus u. s. w. heliotropische Reactionen eine hervorragende Rolle spielen (Näheres II, § 131, 132). Fernerhin (II, § 146) werden wir auch erfahren, dass bei Mesocarpus die Chlorophyllplatte jederzeit durch die tropistische Lichtwirkung aus der Flächenstellung in die Profilstellung übergeführt werden kann und umgekehrt.

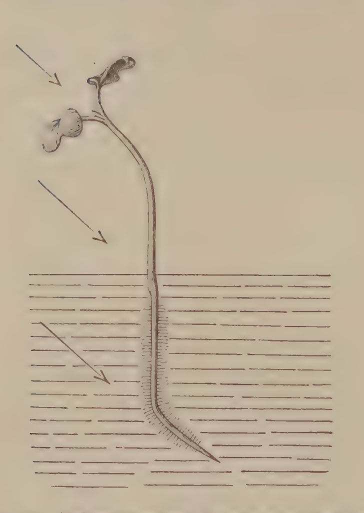


Fig. 65. Keimpflanze von Sinapis alba, bei der das Hypocotyl sich positiv, die im Wasser befindliche Wurzel sich negativ heliotropisch gekrümmt hat. Die Beleuchtungsrichtung ist durch die Pfeile angedeutet.

Eine zweckentsprechende Ausbildung der heliotropischen Eigenschaften ist übrigens darin ausgesprochen, dass die meisten Keimstengel (Fig. 65) und viele andere oberirdische Stengelorgane bei gewöhnlichen Beleuchtungsverhältnissen

---

l. c. Ueber die Wegnahme der Wärmestrahlen siehe auch Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Botan. 1900, Bd. 35, p. 711. — Ueber Verwendung von Flammen vgl. ferner Wiesner, l. c. 1878, I, p. 35. — Ueber die Localisirung der einseitigen Beleuchtung vgl. Bd. II, § 120. Ausserdem ist es ja leicht, durch Ueberdecken der Pflanzen mit einem schwarzen Kasten, der nur von einer Seite oder durch einen Spalt Licht zutreten lässt, eine starke heliotropische Wirkung zu erzielen. Ueber eine heliotropische Kammer vgl. z. B. Sachs, Flora 1895, p. 293. — Ueber die Eliminirung des Geotropismus am Klinostaten bei Fortdauer der heliotropischen Wirkung vgl. Bd. II, p. 567.

1) Die Helligkeit einer Hefnerlampe entspricht 1,162 deutscher Vereinskerze. Die Wallrathkerze, die Wiesner (l. c.) als Lichteinheit anwandte, ist gleichwerthig mit der Hefnerlampe. Oltmanns 1897, l. c. p. 2, 20. — Der Stillstand des Wachsthums und der heliotropischen Krümmung, den Wiesner schon bei viel geringerer Helligkeit beobachtete, ist, wie schon früher (Bd. II, p. 108) mitgetheilt wurde, offenbar durch eine anderweitige Nebenwirkung der angewandten Gasflamme verursacht. Uebrigens ist zu beachten, dass für die heliotropische Wirkung hauptsächlich die stärker brechbaren Strahlen in Betracht kommen (Bd. II, § 113), und dass demgemäss die Wirkung von Lichtquellen nicht nach der Helligkeit abgeschätzt und verglichen werden kann. (Vgl. auch Wiesner, Bot. Centralbl. 1897, Bd. 69, p. 305.)

2) Vgl. Oltmanns, Flora 1892, p. 225.

positiv phototropisch reagiren[1]). Denn durch eine solche Krümmung des Stengels werden zugleich die Blätter in helleres Licht geführt, in welchem sich ausserdem die photometrischen Blätter durch ihr eigenes Reactionsvermögen zumeist so orientiren, dass die Blattfläche annähernd senkrecht zum stärksten, diffusen Licht zu stehen kommt (II, § 132). Einen positiven Heliotropismus pflegen z. B. auch die Keimstengel der Schlingpflanzen zu besitzen, bei welchen der windende Stengel zweckentsprechend zumeist nicht oder nur schwach positiv oder negativ phototropisch reagirt (II, p. 412). Analog verhalten sich die meisten Ranken, unter denen es einige giebt, bei welchen der negative Heliotropismus die Annäherung und Anpressung an die Stütze begünstigt (II, p. 419).

Ebenso ist es vortheilhaft, dass im allgemeinen diejenigen Luftwurzeln von Aroideen, Orchideen, Hartwegia u. s. w. mit negativem (oder transversalem) Heliotropismus ausgestattet sind, deren Aufgabe es ist, sich an eine Stütze anzuschmiegen, während bei den direct in den Boden herabsteigenden Luftwurzeln die heliotropische Reactionsfähigkeit zurückzutreten pflegt[2]). Ferner wird z. B. durch negativen Heliotropismus die Wendung der Keimwurzel (des hypocotylen Gliedes) von Viscum gegen die Nährpflanze befördert[3]), während der Stengel von Viscum zweckentsprechend weder heliotropisch noch geotropisch reagirt (vgl. II, p. 562). Uebrigens sind auch die Seitenäste verschiedener Bäume und Sträucher in untergeordneter Weise heliotropisch (II, § 131). Dasselbe ist der Fall bei verschiedenen, oberirdischen Ausläufern, deren Orientirung vielfach durch eine mit der Lichtsteigerung veränderliche geotropische Reaction erzielt wird (II, § 131).

Die Wurzeln, welche normalerweise in der Erde wachsen, sind in der Regel nicht oder nur schwach negativ (Sinapis alba, Lepidium sativum, Helianthus annuus etc.) oder positiv (Allium sativum, Hyacinthus orientalis etc.) heliotropisch[4]).

Zahlreiche Beispiele für den Heliotropismus chlorophyllfreier Organe liefern die Pilze. So sind z. B. die Hutstiele von Coprinus stercorarius[5]) und niveus[6]), die Stiele von Peziza Fuckeliana[7]), die Perithecien von Sordaria fimiseda[8]), die

---

1) Einzelne Thatsachen über Stengel und andere Organe, sowie Literaturangaben bei J. Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreich I, 1878; II, 1880 (Separat. a. Denkschrift d. Wien. Acad. Bd. 39). Weitere Thatsachen in der in diesem Paragraphen und in der § 131, 132 citirten Literatur. Ueber den Heliotropismus der Keimlinge von Gramineen vgl. Bd. II, § 120.

2) Dutrochet, Annal. d. scienc. natur. 1833, Bd. 29, p. 413; Wiesner, l. c. 1880, II, p. 76; H. Müller, Flora 1876, p. 93; A. F. W. Schimper, Bot. Centralbl. 1884, Bd. 17, p. 274; Die epiphytische Vegetation Amerikas 1888, p. 53; Went, Annal. d. Jardin. Botan. d. Buitenzorg 1894, Bd. 12, p. 24. [J. Massart, Sur l'irritabilité d. plantes superieures 1902, p. 60. Ficus.]

3) Dutrochet, Rech. s. l. structure intime etc. 1824, p. 115; Wiesner, Sitzgsb. d. Wiener Akad. 1894, Bd. 103, Abth. 1, p. 436. — Keeble, Transact. of the Linnean Soc. 1896, p. 112 (Loranthus).

4) Literatur und zahlreiche Beobachtungen bei Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen 1880, II, p. 79. — Ferner F. G. Kohl, Mechanik der Reizkrümmungen 1894, p. 26.

5) Brefeld, Unters. über Schimmelpilze 1877, Heft 3, p. 96.

6) Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 289; Wiesner, l. c. 1880, II, p. 89.

7) G. Winter, Botan. Zeit. 1874, p. 1.

8) De Bary und Woronin, Beiträge z. Morphol. u. Physiol. d. Pilze 1870, III. Reihe, p. 10.

Perithecienträger von Claviceps microcephala[1]) positiv heliotropisch. Ebenso verhalten sich die Sporangiumträger von Phycomyces nitens, Mucor mucedo, Pilobolus crystallinus und verschiedener einzelliger Mucorineen[2]). Bei diesen, wie überhaupt bei vielen Pilzen, scheint das auf und in dem Substrat befindliche Mycelium nicht oder nur wenig heliotropisch empfindlich zu sein. Wohl aber sind die Rhizoiden von Marchantia[3]), der Prothallien von Farnen[4]) und Equisetum[5]) Beispiele für einzellige Objecte, welche schon bei mässiger Beleuchtung eine negativ heliotropische Reaction ausführen, die bei dem Sporangiumträger von Phycomyces und bei Vaucheria erst bei hoher Lichtintensität eintritt (II, p. 573). Wie Vaucheria verhalten sich z. B. auch die einzelligen Schläuche von Caulerpa und Bryopsis[6]), sowie die Internodien von Nitella und Chara[7]), bei gewöhnlicher Beleuchtung positiv heliotropisch. Ueberhaupt ist öfters bei Algen, die zum Theil nicht auf hohe Lichtintensität gestimmt sind, die Befähigung zu heliotropischen Orientirungsbewegungen vorhanden[8]).

Ohne Frage wird auch der heliotropische Reactionserfolg (die heliotropische Stimmung) mit der Entwickelung und durch die Aussenbedingungen vielfach in mehr oder weniger hohem Grade modificirt (II, § 121, 122, 131, 132; über Schwärmzellen vgl. II, § 142). Weitgehend geschieht das bei den Blüthenstielen von Linaria cymbalaria, die zur Blüthezeit positiv heliotropisch sind, weiterhin aber durch die Gewinnung von negativem Heliotropismus die heranreifende Kapsel gegen die Mauer und in die Mauerspalten führen[9]). Ferner verhalten sich die

---

1) G. Kraus, Bot. Ztg. 1876, p. 505; Duchartre, Compt. rend. 1870, Bd. 70, p. 779.

2) Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 289; Vines, Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1878, Bd. II, p. 133; Wiesner, l. c. II, p. 85; K. Steyer, Reizkrümmungen bei Phycomyces nitens 1901. — Wenn Pilobolus während der Entwickelung durch einseitige Beleuchtung heliotropisch gerichtet wird, so werden die geradlinig abgeschleuderten Sporangien (Bd. II, p. 542) nach der Lichtquelle hin fliegen und demgemäss in entsprechender Weise an einer vorgestellten Glasplatte sich ansammeln. Noll, Flora 1893, p. 32. — Weitere Angaben in der citirten Lit., sowie ferner z. B. bei Sorokin, Botan. Jahresber. 1874, p. 214; Fischer v. Waldheim, ebenda 1875, p. 779; Brefeld, Botan. Unters. über Schimmelpilze Hft. III, VI, VII; Zopf, Pilze 1890, p. 204; Elfving, Einwirkung d. Lichtes auf Pilze 1890, p. 19; Eidam, Cohn's Beiträge zur Biologie 1886, Bd. 4, p. 212; Klebs, Jahrb. f. wiss. Botan. 1898, Bd. 32, p. 55 (Sporodinia); F. W. Neger, Flora 1902, p. 228 (Erysiphe).

3) Pfeffer, Arbeit. d. Botan. Instit. in Würzburg 1871, Bd. 1, p. 88.

4) Leitgeb, Studien über d. Entwickelung d. Farne 1879, p. 7 (Sep. a. Sitzungsb. d. Wien. Acad. Bd. 80, Abth. 1); Prantl, Flora 1879, p. 679.

5) Stahl, Ber. d. botan. Gesellsch. 1885, p. 338; O. Buchtien, Bibliotheca botanica 1887, Hft. 8, p. 28.

6) Klemm, Flora 1893, p. 472; Noll, Arb. d. botan. Instit. in Würzburg 1888, p. 467 (vgl. auch dieses Buch Bd. II, p. 189).

7) Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 289; J. Richter, Flora 1894, p. 400.

8) Vgl. z. B. Oltmanns, l. c., und Berthold, Jahrb. f. wiss. Botan. 1882, Bd. 12, p. 573, 581; E. Winkler, Krümmungsbewegungen von Spirogyra 1902, p. 20.

9) Hofmeister, l. c. p. 292. Nach Wiesner (Die heliotropischen Erscheinungen II, p. 72) verhalten sich ähnlich die Blüthen-, bezw. Fruchtstiele von Helianthemum vulgare. — Ferner sind z. B. nach Oltmanns (Flora 1897, p. 7) die älteren Sporangienträger von Phycomyces nitens auf geringere Lichtintensität gestimmt und reagiren demgemäss schon negativ heliotropisch bei einer Beleuchtung, bei welcher junge Sporangienträger sich mehr oder weniger positiv heliotropisch verhalten.

jugendlichen Internodien von Tropaeolum majus[1]) und von verschiedenen Pflanzen positiv heliotropisch (oder indifferent) gegenüber einer einseitigen Beleuchtung, bei welcher die älteren Internodien eine positiv oder negativ klinotrope Gleichgewichtslage annehmen. Gemäss unserer Definition (II, p. 547) sprechen wir einen solchen Vorgang als eine heliotropische Reaction auch dann an, wenn die Verschiebung der heliotropischen Gleichgewichtslage durch das Hinzukommen einer dorsiventralen Induction oder durch andere, von der einseitigen Beleuchtung abhängige Processe und Combinationen bedingt ist. Demgemäss wird auch bei dem Epheu etc. durch den Uebergang der älter werdenden Internodien in die klinotrope Lichtlage eine Modification der heliotropischen Reactionsfähigkeit angezeigt (vgl. II, § 131). Da aber ein solcher Wechsel der Gleichgewichtslage ebenfalls durch die Modification anderer Eigenschaften herbeigeführt werden kann, so lässt sich immer nur empirisch entscheiden, ob und in wie weit ein bestimmter Erfolg durch die Veränderung der heliotropischen Eigenschaften verursacht wird. In dieser Hinsicht sind aber kritische Untersuchungen nur bei einzelnen Objecten ausgeführt (Näheres vgl. II, § 131, 132).

§ 113. Heliotropische Wirkung der Strahlen verschiedener Wellenlänge.

Es wurde schon früher (II, § 27) hervorgehoben, dass bei den heliotropischen, sowie bei anderen photischen Wachsthums-, Bildungs- und Bewegungsprocessen die stärker brechbaren Strahlen am wirksamsten zu sein pflegen. Demgemäss tritt hinter einer Lösung von Kupferoxydammoniak, welche die blauen und violetten Strahlen passiren lässt (vgl. II, p. 336), die heliotropische Krümmung gewöhnlich fast ebenso schnell ein, wie im gemischten Lichte, während hinter einer Lösung von Kaliumbichromat, welche nur die minder brechbaren Strahlen durchlässt, gewöhnlich ein geringerer oder auch kein heliotropischer Effect zu bemerken ist (über die phototactische Wirkung vgl. II, § 145).

In dieser Weise verhalten sich positiv und negativ[2]) heliotropische, grüne und chlorophyllfreie, vielzellige und einzellige Objecte. Jedoch fällt die Curve der relativen Wirksamkeit nicht bei allen Pflanzen identisch aus. Nach G. Kraus[3]) reagiren sogar die positiv phototropischen Perithecienträger von Claviceps microcephala hinter Kaliumbichromatlösung fast ebenso schnell, wie hinter

1) Sachs, Experimentalphysiol. 1865, p. 41; Arbeit. d. botan. Instit. zu Würzburg 1879, Bd. 2, p. 271.

2) Ueber negativ heliotropische Organe vgl. Wolkoff, mitgetheilt bei Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 299 (Luftwurzeln); Sachs, Lehrbuch IV. Aufl., p. 810 (Epheu); G. Kraus, Botan. Ztg. 1876, p. 505 (Luftwurzeln); Prantl, Bot. Ztg. 1879 p. 699 (Rhizoiden von Farnprothallien); Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreich 1878, I, p. 53. — Die Angaben Sorokin's (Botan. Jahresber. 1874, p. 214), nach denen Mucor mucedo und einige andere Pilze im blauen Lichte (Kupferoxydammoniak) positiv, im gelben Lichte (Kaliumbichromat) negativ heliotropisch reagiren sollen, ist nach den Versuchen anderer Forscher nicht zutreffend. (Vgl. z. B. Wiesner, l. c. II, p. 88.)

3) G. Kraus, Bot. Ztg. 1876, p. 505.

Kupferoxydammoniak. Aehnlich scheint sich nach Brefeld[1]) Pilobolus microsporus zu verhalten. Auch auf den Sporangiumträger von Pilobolus crystallinus[2]) übt das gelbrothe Lichtgemisch eine ansehnliche Wirkung aus, wenn auch eine minder starke, als die stärker brechbare Spectralhälfte. Derartige specifische Verschiedenheiten sind auch für andere Wachsthums- und Bewegungsvorgänge bekannt, und es wurde bereits (II, § 27) betont, dass die Spectralcurve für diese Functionen nicht in allen Fällen mit der Curve der heliotropischen Reaction übereinstimmen muss. Eine solche Differenz wird z. B. dadurch angezeigt, dass sich Pilobolus und Coprinus stercorarius im gelbrothen Licht in Bezug auf Etiolement und formative Thätigkeit wie im Dunkeln verhalten (II, p. 120), während sie auch in diesen Strahlen stark heliotropisch reagiren. Dagegen haben bei den Peritheciumträgern von Claviceps microcephala die gelbrothen Strahlen nicht nur in Bezug auf den Heliotropismus, sondern auch in Bezug auf das Etiolement (II, p. 118) annähernd dieselbe Wirkung, wie die stärker brechbare Spectralhälfte.

In den meisten Fällen fällt nach Wiesner[3]) die Curve für die phototropische Wirksamkeit der Spectralbezirke im näheren so aus, dass das Hauptmaximum der heliotropischen Wirkung zwischen Ultraviolett und Violett zu liegen kommt. Von hier ab sinkt die (nach der Krümmungsschnelligkeit bemessene) heliotropische Wirkung allmählich bis zum Grün, wird im Gelb Null[4]), beginnt dann wieder im Orange und steigt bis zu dem zweiten, kleineren Maximum im Ultraroth[5]). So ist es begreiflich, dass bei Abschwächung der Lichtquelle, oder bei Verwendung von wenig sensibeln Pflanzen, eine merkliche Reaction nur in den stärker brechbaren Strahlen eintritt. Jedoch ist es auch möglich, dass es Organe giebt, bei welchen nur die stärker brechbaren Strahlen eine heliotropische Reaction auszulösen vermögen.

Es kann hier nicht näher auf die Untersuchungen eingegangen werden, die von verschiedenen Forschern[6]) in Bezug auf die heliotropische Wirkung der verschiedenartigen Lichtstrahlen ausgeführt wurden. Bemerkt sei nur, dass

---

1) Brefeld, Unters. über Schimmelpilze 1881, Heft 4, p. 77; Fr. Gräntz, Ueber d. Einfluss d. Lichtes auf d. Entwickelung einiger Pilze 1898, p. 18.

2) Wiesner, l. c. II, p. 88.

3) Wiesner, l. c. I, p. 50.

4) Es ist beachtenswerth, dass die gelben Strahlen einen gewissen Einfluss auf die Zuwachsbewegung ausüben. Vgl. Wiesner, l. c. II, p. 11; ferner dieses Buch II, § 27, wo auch die besondere Beeinflussung durch grüne Strahlen discutirt ist.

5) Nach Wiesner (l. c. I, p. 46) wirken auch die ultrarothen Strahlen, welche eine Lösung von Jod in Schwefelkohlenstoff durchlässt. Ueber Thermotropismus vgl. dieses Buch Bd. II, § 114.

6) Poggioli (1817); Zantedeschi, Bot. Ztg. 1843, p. 620; Payer, Annal. d. scienc. naturell. 1844, III. sér., Bd. 2, p. 99; Dutrochet, ebenda 1843, II. sér., Bd. 20, p. 329; Gardner, London Edinburgh and Dublin Philosophical Magazine 1844, Bd. 24. p. 7; Guillemin, Annal. d. scienc. naturell. 1857, IV. sér., Bd. 7, p. 154; Sachs, Bot. Ztg. 1864, p. 361; N. J. C. Müller, Botan. Untersuch. 1872, Bd. I, p. 57; G. Kraus 1876, l. c.; Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen 1878, I, p. 44; 1880, II, p. 10, 87, 89, sowie die citirten neueren Arbeiten. Die Literatur ist ausführlich behandelt bei Wiesner (l. c.). — Ueber Methodik vgl. Wiesner, sowie dieses Buch Bd. I, p. 335.

bereits Guillemin (l. c.) mit viel Umsicht operirte und auch darauf hinwies, dass sich in Folge der verschiedenen Absorption und Dispersion der Strahlen die Lage der heliotropischen Maxima verschiebt, je nachdem Prismen aus Quarz, Steinsalz oder Flintglas verwandt werden. Aus diesen und anderen Gründen ist es begreiflich, dass die von Guillemin, Wiesner und anderen Forschern gefundenen Curven nicht immer völlig übereinstimmen. Dass Sachs (l. c.) hinter Kaliumbichromatlösung keine heliotropische Wirkung beobachtete, dürfte durch die Eigenschaften der angewandten Objecte oder durch eine zu geringe Intensität der Beleuchtung verursacht worden sein. Uebrigens wird nach Wiesner (l. c. p. 50) die heliotropische Wirkung der rothen und orangen Strahlen durch die Beimischung der gelben Strahlen geschwächt. Ferner ist es leicht zu verstehen, dass sich die Pflanzen, wie Gardner, Guillemin und Wiesner (l. c. I, p. 51) beobachteten, nicht genau in der Ebene der Strahlen, sondern etwas seitlich, nach den wirksameren Spectralbezirken hin krümmen.

Polarisirtes Licht wirkt nach Guillemin[1]) und Askenasy[2]) ebenso wie gewöhnliches Licht.

Wie schon II, p. 121 betont wurde, ist aber nicht nur die physiologische Wirkung der für unser Auge sichtbaren, sondern die aller übrigen Arten von Strahlen zu beachten. Thatsächlich kommt den unsichtbaren ultravioletten Strahlen eine ansehnliche und den ultrarothen Strahlen eine schwächere phototropistische Wirkung zu. Für die **Röntgenstrahlen** sind gewisse physiologische Einflüsse, besonders schädliche bekannt[3]). Eine tropistische Wirkung vermochte aber Schober an Keimlingen nicht zu erzielen, während Paramaecium und Daphnien nach H. Joseph und S. Prowazek (l. c. p. 152) negativ tactisch reagiren. — Für die **Becquerel-** und **Radiumstrahlen,** die ebenfalls einen gewissen, speciell einen schädigenden Einfluss auszuüben vermögen[4]), sind bis dahin keine tropistischen Wirkungen nachgewiesen.

§ 114. Thermotropismus.

Ausser durch die ultrarothen Strahlen, die im Spectrum sich an die sichtbaren rothen Strahlen anschliessen (vgl. II, p. 578), wird bei einigen Objecten auch durch die Wärmestrahlen grösserer Wellenlänge, überhaupt durch Temperaturdifferenzen, eine tropistische Reizung (ein Thermotropismus) ausgelöst. Soweit die vorliegenden Untersuchungen ein Urtheil gestatten, ist aber ein ausgesprochener Thermotropismus nicht sehr verbreitet, und es ist auch ökologisch verständlich, dass bei den festgewurzelten und selbst bei den freibeweglichen Pflanzen (vgl. II, § 143) eine thermotropische Reaction im allgemeinen in untergeordneter Weise zu Orientirungszwecken ausgebildet und nutzbar gemacht ist.

---

1) Guillemin, l. c. p. 172.

2) Askenasy, Bot. Ztg. 1874, p. 237.

3) Vgl. die in diesem Band, p. 121 cit. Literatur. Ferner H. Seckt, Bericht. d. botan. Gesellsch. 1902, p. 87; H. Joseph u. S. Prowazek, Zeitschrift f. allgem. Physiolog. 1902, Bd. I, p. 143.

4) Eine Zusammenfassung, was über diese Strahlen bekannt ist, bei K. Hoffmann, Die radioaktiven Stoffe 1903. Auf p. 21 ist auch erwähnt, was man über die physiologische Wirkung dieser Strahlen weiss. G. Bohn, Compt. rendus 1903, Bd. 136, p. 1012.

Eine thermotropische Wirkung der von einer heissen Eisenplatte ausgehenden Strahlen wurde von Wortmann[1]) für die Keimlinge von Lepidium sativum und Zea mays nachgewiesen und ebenso für den Sporangiumträger von Phycomyces angenommen. Steyer[2]) hat aber gezeigt, dass dieser Sporangiumträger factisch nicht thermotropisch reagirt, und dass die von Wortmann beobachteten Krümmungen auf anderen Ursachen, vielleicht auf einem heliotropischen Einfluss beruhen. Durch Nebenumstände wurde vielleicht auch bewirkt, dass Wortmann (l. c.) an dem oberirdischen Theile des Maiskeimlings positiven, an dem heliotropisch sensibleren Keimstengel von Lepidium sativum negativen Thermotropismus beobachtete, während Steyer (l. c.) bei beiden Objecten nur positiven Thermotropismus fand.

Späterhin arbeitete Wortmann[3]) mit Keimwurzeln, die sich in einem Zinkkasten in Sägespänen befanden, in welchen ein Temperaturabfall dadurch hergestellt war, dass die eine Seitenwand des Kastens auf höherer, die opponirte Seitenwand auf niederer Temperatur gehalten wurde. Hierbei ergab sich, dass die Wurzeln von Ervum lens bei 27 C., die Wurzeln von Pisum sativum bei 32—33 C. nicht aus ihrer verticalen Lage abgelenkt wurden, sich also diatropisch verhielten. Wurden aber die Wurzeln durch Annäherung an die heisse Seitenwand in eine wärmere Zone gebracht, so erfolgte eine von der Wärmequelle abgewandte, also eine negative, bei der Versetzung in eine kühlere Region der Sägespäne dagegen eine positive thermotropische Krümmung. Nach den Untersuchungen von Klercker[4]) scheint es aber auch Wurzeln zu geben, die nur negativ thermotropisch reagiren. Ferner beobachtete Vöchting[5]) einen positiven Thermotropismus an den stark thermonastisch (II, p. 495) reagirenden Blüthenstielen von Anemone stellata.

Aus der geringfügigen Temperaturdifferenz der opponirten Flanken, sowie aus der sowohl positiven als negativen Richtung der Bewegung u. s. w. ergiebt sich ohne weiteres, dass die hier besprochenen Krümmungen nicht dadurch zu Stande kommen, dass die eine Flanke des reagirenden Organes schneller wächst, weil sie höher temperirt ist. Da nach Wortmann (l. c. p. 232) auch die decapitirten Wurzeln thermotropisch reagiren, während der hydrotropische Reiz nur von der Wurzelspitze percipirt wird (II, § 120), so kann es sich bei den Wurzeln nicht um eine hydrotropische Reaction handeln. Ohnehin ist nicht anzunehmen, dass die ein wenig wärmere Flanke einer Wurzel bei dem Aufenthalt in feuchten Sägespänen in nennenswerther Weise stärker transpirirt, während bei den in Luft befindlichen und einseitig bestrahlten Objecten die Transpirationsdifferenz sehr wohl die nähere Ursache einer tropistischen Reizung sein könnte (II, § 116). Ohnehin ist noch nicht entschieden, ob, abgesehen von der Transpiration, die durch Wärmeleitung oder Wärmestrahlung hergestellte Differenz in gleicher oder verschiedener Weise als Reiz empfunden wird. Jedenfalls wird man gut thun, alle durch eine Temperaturdifferenz veranlassten Krümmungsreactionen als Thermotropismus zusammenzufassen. Nöthigenfalls würde man dann eine speciell durch zugeleitete Wärme erzielte Reaction mit Klercker (l. c. p. 767) als Caloritropismus bezeichnen können.

---

1) Wortmann, Bot. Zeitung 1883, p. 457.

2) K. Steyer, Reizkrümmungen bei Phycomyces nitens 1901, p. 10, 20.

3) Wortmann, Bot. Ztg. 1885, p. 193.

4) J. af Klercker, Die caloritropischen Erscheinungen bei einigen Keimwurzeln 1891. (Sep. a. Öfversigt af K. Vetenskaps-Akademiens Förhandlingar Nr. 10.)

5) Vöchting, Jahrb. f. wiss. Bot. 1890, Bd. 21, p. 269.

§ 115. Chemotropismus und Osmotropismus.

Chemische Reize, die, wie schon hervorgehoben wurde (II, p. 223), in dem vitalen Getriebe eine sehr hervorragende Rolle spielen, sind auch nicht selten zur Erzielung tropistischer Orientirungsbewegungen nutzbar gemacht. Da diese Reactionsfähigkeit aber besonders bei den freibeweglichen Organismen ausgebildet und studirt ist, so werden wir uns an dieser Stelle, unter Bezugnahme auf II, § 149—151, darauf beschränken, die allgemeinen Erfahrungen über das Vorkommen von chemotropischen Krümmungsbewegungen mitzutheilen.

Naturgemäss fassen wir unter Chemotropismus alle Orientirungsbewegungen zusammen, die von einem Stoffe vermöge seiner chemischen Qualität und der Concentrationsdifferenz ausgelöst werden. Analog wie bei dem vom Licht abhängigen Phototropismus wird dann in Bezug auf den Ausgangspunkt der Diffusion (in Bezug auf das Concentrationsgefälle) und die Diffusionsrichtung positiver, negativer, transversaler Chemotropismus unterschieden[1]. Auch wird, ebenso wie bei dem Lichte (II, § 110), zuweilen schon durch die geringste wirksame Concentration negativer Chemotropismus ausgelöst, während in manchen anderen Fällen die positive Reaction durch die Steigerung der Concentration in eine negative (bezw. plagiotrope) chemotropische Bewegungs- und Gleichgewichtslage übergeführt wird.

Mit Zunahme der Concentration wird aber zugleich die osmotische Wirkung gesteigert, und sofern durch diese eine tropistische Reizung bewirkt wird, liegt eine osmotropische (tonotropische)[2] Reaction vor. Eine solche Reactionsfähigkeit ist in der That vielfach ausgebildet, und zwar ist bis dahin nur negativer Osmotropismus nachgewiesen, der zumeist erst bei etwas höherer Concentration bemerklich wird. Indess ist es sehr wohl möglich, dass es auch positiven Osmotropismus giebt[3].

Da die osmotropische Reizung nicht von der chemischen Qualität, sondern von der osmotischen Wirkung abhängt, so muss ein jeder Körper nach Maassgabe seiner osmotischen Leistung wirken (Bd. I, p. 128), sofern nicht die Reizperception oder Reizreaction durch besondere Verhältnisse aufgehoben oder sistirt werden[4]. Dagegen wird die chemotropische Reizung durch die chemische Qualität des Stoffes bestimmt, und von isosmotischen Lösungen wirken also nur diejenigen, welche einen Stoff enthalten, der von dem Organismus als tropistischer Reiz empfunden wird. Ebenso wie der Geruchs- und Geschmackssinn bei den Thieren, so ist auch bei den Pflanzen die chemotropische Sensibilität in einer

---

1) Ueber die durch Schreckbewegungen erzielten Ansammlungen (Phobochemotaxis) vgl. II, § 142, 149.

2) Mit Rothert (Flora 1901, p. 408 Anm.) gebe ich den Bezeichnungen Osmotropismus und Osmotaxis gegenüber der von Massart (1889) benutzten »Tonotaxis« den Vorzug. — Da es sich nicht allein um Lockung durch Nahrung handelt, und durchaus nicht alle Nährstoffe chemotropisch wirksam sind, so erscheint der von Stahl (Bot. Ztg. 1884, p. 165) benutzte Ausdruck Trophotropismus nicht geeignet.

3) Vgl. übrigens Rothert, l. c. p. 403, Anm., u. dieses Buch, Bd. II, § 149—151.

4) Vgl. auch Rothert, Flora 1901, p. 413, u. diesen Bd. II, § 149—151.

specifisch verschiedenen Weise ausgebildet. So ist es zu verstehen, dass ein bestimmter Körper für den einen Organismus ein ausgezeichnetes Chemotropicum, für den anderen keines ist, dass ferner z. B. mit der Reizbarkeit durch Sauerstoff die Reizbarkeit durch Pepton oder andere Stoffe verknüpft sein kann, aber nicht verknüpft sein muss, dass ein Organismus (oder ein Organ) nur durch einen oder wenige, ein anderer Organismus, wenn auch in einem verschiedenen Grade, durch zahlreiche Stoffe chemotropisch gereizt wird (Beispiele vgl. II, § 149). Dabei kann der Reizwerth ähnlich constituirter Stoffe verschieden und der chemisch differenter Stoffe ähnlich sein (vgl. II, § 150). Sofern aber z. B. die physiologische Reizung von dem Säure- oder Alkalicharacter abhängt, ist in gleichem Sinne, wie in Bezug auf die Giftwirkung (II, p. 351), zu erwarten, dass der relative Reizwerth äquimolecularer Lösungen zunächst durch den Dissociationsgrad bestimmt wird[1]).

In den chemotropischen und osmotropischen Reactionen kommt der Erfolg specifischer Sensibilitäten zum Ausdruck, die ebenso wie die geotropische und heliotropische Sensibilität getrennt und vereint ausgebildet sein können. Im letzteren Falle ergiebt sich der Erfolg aus dem Zusammenwirken von Chemotropismus und Osmotropismus, wenn die Reizwirkung durch die Steigerung der Concentration des Chemotropicums, oder, bei Constanz desselben, durch den Zusatz eines osmotropisch, aber nicht chemotropisch wirksamen Körpers hergestellt wird. Da aber die Reizwirkung in keinem einfachen Verhältniss zur Concentration (Reizanstoss) steht (II, § 124), da ferner bei dem Zusammengreifen von zwei verschiedenen Reizungen durch Stimmungswechsel u. s. w. verwickelte Verhältnisse geschaffen werden (II, p. 121, 122), so lässt sich z. B. nicht ohne weiteres sagen, in welchem Grade chemotropische und osmotropische Wirkungen betheiligt sind, wenn durch die Steigerung der Concentration des Chemotropicums die Ueberführung der positiv tropistischen in eine negativ tropistische Gleichgewichtslage bewirkt wird. Wenn allerdings der Organismus nicht osmotropisch reagirt, oder wenn die fragliche Wendung schon bei einer Concentration des Chemotropicums eintritt, bei welcher in dem zugleich osmotropisch empfindlichen Organe durch isosmotische Lösungen anderer (nicht chemotropisch wirkender) Stoffe keine tropistische Reaction ausgelöst wird, so ist es klar, dass die Verschiebung der Gleichgewichtslage durch die chemotropische Reaction bedingt ist. Erfolgt aber die chemotropische Reizung erst bei höherer Concentration, so kommt sie bei einem zugleich osmotropisch empfindlichen Objecte immer nur im Vereine mit dem Osmotropismus zur Geltung. Durch eine solche Combination kann, wie auch durch verschiedene andere Umstände, bewirkt werden, dass die isosmotischen Lösungen differenter Körper eine mehr oder weniger verschiedene Reizwirkung ausüben.

Wie schon bemerkt, ist die chemotropische und osmotropische Befähigung

---

1) Es ist natürlich nichts dagegen einzuwenden, wenn man den durch Alkalien oder Säuren bewirkten Chemotropismus im näheren als Alcalio- oder Oxytropismus (Massart, Biolog. Centralbl. 1902, Bd. 22, p. 22), die durch Sauerstoff verursachte Reizung als Oxygenotropismus (Herbst, Biolog. Centralbl. 1894, p. 694) oder Aerotropismus (Molisch, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1884, Bd. 90, I, p. 111) bezeichnen will. Indess ist es sicher nicht zweckmässig, in analoger Weise für jeden besondern Reizstoff eine besondere Bezeichnung zu bilden.

besonders bei freibeweglichen Organismen ausgebildet, die öfters durch solche Reizungen zur Nahrung oder zur Stätte ihres Wirkens geführt oder vor dem Eindringen in ungünstige oder schädigende Medien bewahrt werden (II, § 149). In gleichem Sinne sind auch die chemotropischen und osmotropischen Krümmungsreactionen vortheilhaft, welche von dem Mycelium verschiedener Schimmelpilze und wohl auch von dem verschiedener anderer Pilze ausgeführt werden. Ferner spielen chemotropische Reize bei der Leitung des Pollenschlauches zu den und in die Samenknospen eine Rolle. Auch dürften chemische Reize bei der Lenkung der Antheridienschläuche zu den Oogonien von Saprolegnia[1]), bei der Lenkung der Befruchtungsschläuche von Dudresnaya[2]), sowie bei der Production und Lenkung der Befruchtungsschläuche der Conjugaten[3]) betheiligt sein. Ferner ist schon (II, p. 218) bemerkt worden, dass vermuthlich chemotropische Reize bei der Zusammenführung von Pilzfäden und bei der Herstellung und Erhaltung gewisser symbiotischen Vereinigungen wirksam sind.

Da chemotropische und osmotropische Reize nicht wohl geeignet sind, um unter den normalen Vegetationsbedingungen oberirdische Sprosse und Blätter in eine zweckentsprechende Lage zu führen, so ist es nicht auffallend, dass diesen Organen eine chemotropische Reizbarkeit gewöhnlich zu fehlen scheint. Diese Sensibilität ist indess, soweit sich beurtheilen lässt, auch bei den Wurzeln nur in untergeordneter Weise ausgebildet. Für diese Organe ist bis dahin nur ein gewisser Aerotropismus und ein Wegkrümmen von schädlichen Gasen bekannt, während sie durch Nährlösungen oder concentrirte Salzlösungen anscheinend nicht chemotropisch gereizt werden.

Nachdem Engelmann[4]) die chemotactische Reizung von Bacterien durch Sauerstoff entdeckt hatte, wurde von mir[5]) die specifisch differente chemotactische, sowie die von der Concentration abhängige (physikalische) Reizbarkeit verschiedener locomotorischer Organismen näher verfolgt und aufgeklärt. Bald nach meiner ersten Publication erschien eine Arbeit von Stahl[6]), in der die chemotropische Reizbarkeit der Plasmodien von Myxomyceten erwiesen wurde. Weiterhin zeigte Massart[7]) im näheren, dass die von der chemischen Qualität unabhängige, repulsive Wirkung von Lösungen im allgemeinen von der osmotischen Leistung abhängt. Im Anschluss an diese Studien wurden dann ziemlich zahlreiche Untersuchungen über die Chemotaxis freibeweglicher vegetabilischer

---

1) de Bary, Beiträge z. Morphol. u. Physiol. d. Pilze 1881, IV. Reihe, p. 85, 90. Vgl. Pfeffer, Unters. a. d. Botan. Institut z. Tübingen 1884, Bd. 1, p. 469, u. M. Miyoshi, Bot. Ztg. 1894, p. 1.

2) G. Berthold, Protoplasmamechanik 1886, p. 282.

3) Overton, Bericht. d. deutsch. botan. Gesellsch. 1888, p. 68; Haberlandt, Sitzungsb. d. Wiener Akadem. 1890, Bd. 49, Abth. 1, p. 390.

4) Engelmann, Botan. Zeitung 1881, p. 440; Pflüger's Archiv f. Physiologie 1881, Bd. 25, p. 285; 1881, Bd. 26, p. 541.

5) Pfeffer, Bericht. d. botan. Gesellsch. 1883, p. 524; Untersuch. a. d. botan. Institut z. Tübingen 1884, Bd. 1, p. 363; 1888, Bd. 2, p. 582. An dieser Stelle (1884, Bd. 1, p. 365, 469) ist auch auf Thatsachen hingewiesen, welche die Existenz von chemotropischen Krümmungsreactionen vermuthen liessen.

6) Stahl, Bot. Ztg. 1884, p. 155.

7) J. Massart, Archiv d. Biologie 1889, Bd. 9, p. 515. — Näheres über die repulsiven Wirkungen bei locomotorischen Organismen siehe Bd. II, § 149—151.

und animalischer Organismen angestellt (vgl. II, § 144—151). Auch wurden fernerhin die chemotropischen Krümmungsbewegungen der Pilzfäden und Pollenschläuche in meinem Laboratorium von Miyoshi [1]) untersucht, nachdem zuvor Molisch [2]) das Hinkrümmen der Pollenschläuche zu den Narben als eine chemotropische Reizung angesprochen hatte. Von diesem Forscher [3]) wurden schon früher die aerotropischen Krümmungen der Wurzeln verfolgt.

Zum Nachweis des Chemotropismus von Pilzhyphen und Pollenschläuchen säte Miyoshi (l. c.) auf die Unterseite der Blätter von Tradescantia discolor etc. Pilzsporen oder Pollenkörner aus, nachdem er die Blätter zuvor mit Wasser oder mit Lösungen des zu prüfenden Stoffes injicirt hatte. Sofern mit einem Reizstoff injicirt worden war, wurden die Keimschläuche durch den positiven Chemotropismus in die Spaltöffnungen gelenkt (Fig. 66), während sie ausserdem ohne Ablenkung über die Spaltöffnungen hinwegwuchsen. Dasselbe Resultat erhält man, wenn man in die abgezogene und ausgewaschene Epidermis der Zwiebelschalen oder in Glimmerblättchen mittelst einer Nadelspitze Löcher bohrt und diese Objecte auf eine Gelatinemasse legt, die mit dem zu prüfenden Stoffe versetzt ist. Bringt man eine solche Gelatine in eine Glascapillare und schiebt diese in die Nähe eines schnell wachsenden Schlauches, so erhält man bei Verwendung eines Reizstoffes ebenfalls eine chemotropische Ablenkung. (Ueber die Behandlung freibeweglicher Organismen vgl. II, § 149.)

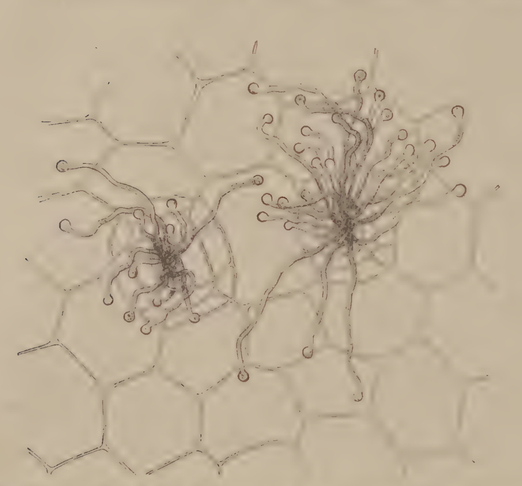


Fig. 66. Ein Stück der Epidermis von der Unterseite des Blattes von Tradescantia discolor, das mit Rohrzucker injicirt war. Man sieht, dass die Keimschläuche von Penicillium glaucum nach den Spaltöffnungen hinwuchsen und theilweise in diese eindrangen.

Nach den Versuchen Miyoshi's sind für Penicillium glaucum, Aspergillus niger, Mucor mucedo, Saprolegnia ferax etc. Phosphate und Ammoniaksalze, demgemäss auch Fleischextract, sehr gute Reizstoffe, die z. Th. schon in 0,01 Proc. Lösung eine merkliche positiv chemotropische Reaction verursachen. Nicht ganz so gut reizen Rohrzucker, Traubenzucker und Dextrin, die besonders auf Saprolegnia verhältnissmässig schwach wirken. Dagegen üben Glycerin und die gut ernährende Chinasäure (I, § 66) keinen oder nur einen geringen chemotropischen Reiz aus. Die Pollenschläuche verhalten sich nach Miyoshi (l. c. p. 25) insofern verschieden, als zwar Rohrzucker, Traubenzucker und Dextrin ausgezeichnete Reizstoffe sind, Ammonphosphat, Pepton und Fleischextract aber nicht positiv chemotropisch wirken. Allerdings scheint dieses nicht allgemein oder nicht unter allen Umständen der Fall zu sein, da sich in den Versuchen Lidforss' [4]) Eiweissstoffe und Diastase als gute Chemotropica erwiesen.

---

1) M. Miyoshi, Bot. Ztg. 1894, p. 1; Flora 1894, p. 76.

2) H. Molisch, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1893, Bd. 102, Abth. 1, p. 423; Vorläufige Mittheilung in Sitzungsanzeiger d. Wiener Akad. 17. Januar 1889.

3) H. Molisch, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1884, Abth. 1, p. 111.

4) Lidforss, Bericht d. botan. Gesellsch. 1899, p. 236.

Im allgemeinen sind die obengenannten Stoffe auch Reizmittel für Bacterien (II, § 149), die aber z. B. auch durch Kaliumnitrat und Natriumchlorid angelockt werden, welche bei Pilzfäden und Pollenschläuchen keine chemotropischen Reactionen hervorzurufen scheinen. Diese Objecte haben aber mit den Bacterien das gemeinsam, dass Salzsäure und andere Säuren schon in verdünnter Lösung, also durch chemische Reizung, eine negativ gerichtete Bewegung (bezw. Ansammlung) veranlassen, die bei hoher Concentration durch die verschiedensten Stoffe, also durch Osmotropismus, verursacht wird (Miyoshi, l. c.). Ueber das abweichende Verhalten von Glycerin vgl. II, § 149.

In welchem Sinne chemotropische Reize dahin wirken, dass Pilze zum Durchbohren von Wandungen veranlasst werden, wurde Bd. I, p. 361 erörtert, wo auch hervorgehoben ist, dass in dem Eindringen und sich Behaupten der Parasiten ein complicirtes Problem vorliegt[1]. Das gilt ebenso für die Leitung der Pollenschläuche, die nach Miyoshi[2] etwa in folgender Weise erzielt werden dürfte. Nachdem das Eindringen in die Narbe durch chemotropische Reizung, in Verbindung mit negativem Hydrotropismus (vielleicht z. Th. auch unter Mitwirkung von Aerotropismus und anderen Reizen), veranlasst ist, scheint der Pollenschlauch in dem Leitgewebe ohne chemotropische Wirkung bis zu der Fruchtknotenhöhle geführt zu werden. Indem sich hierbei der Pollenschlauch aus der Zuckerlösung, überhaupt aus der Reizflüssigkeit herausarbeitet, kann seine fortwachsende Spitze wiederum durch eine verdünnte Lösung der Reizstoffe positiv chemotropisch gereizt und auf diese Weise in die Mikropyle gelenkt werden. Denn diese Lenkung erfolgt augenscheinlich durch ein Secret, da die Pollenschläuche auch bei Verwendung isolirter Samenknospen in die Mikropyle eindringen, wenn diese mit Zucker injicirt ist, während das Eindringen nicht erfolgt, wenn zur Injection eine Lösung verwandt ist, die nicht chemotropisch wirkt. Natürlich unterbleibt das Eindringen auch dann, wenn die tropistische Reizung durch Einlegen der Samenknospen in Zuckerlösung unmöglich gemacht wird (über diese Beziehungen vgl. II, § 124).

Aerotropismus. Nach L. Celakovsky[3] krümmt sich Dictyuchus monosporus nach dem sauerstoffreicheren, nach Molisch[4] krümmen sich gewisse Pollenschläuche nach dem sauerstoffärmeren Wasser hin. Ferner krümmen sich nach Molisch[5] die in sauerstoffarmer Luft befindlichen Wurzeln nach dem sauerstoffreicheren Gas-

---

1) Vgl. auch die späterhin erschienenen Untersuchungen von Nordhausen, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 33, p. 1; Behrens, Centralbl. f. Bacteriolog. II. Abth., 1898, Bd. 4, p. 514. — Ueber die Durchbohrung von Wandungen durch Bacterien siehe A. H. R. Buller, Die Wirkung von Bacterien auf todte Zellen, Leipzig Dissert. 1899.

2) M. Miyoshi, Flora 1894, p. 76, und die dort citirte Literatur. Näheres über den Weg, welchen die Pollenschläuche nehmen, bei Dalmer, Jenaische Zeitschr. f. Naturw. 1880, Bd. 14, p. 39; Strasburger, Jahrb. f. wiss. Bot. 1886, Bd. 17, p. 50; W. Busse, Bot. Centralbl. 1900, Bd. 84, p. 209; Sv. Murbeck, Verhalten des Pollenschlauchs bei Alchemilla u. d. Chalazogamie 1901, p. 7 (Sep. aus Lunds Universitets Arsskrift Bd. 38).

3) L. Celakovsky, Ueber d. Aerotropismus von Dictyuchus monosporus. Separatabdr. 1897, p. 8.

4) Molisch, Sitzungsber. d. Wien. Akad. 1893, Bd. 102, Abth. 1, p. 432; Miyoshi, Flora 1894, p. 87.

5) Molisch, Sitzungsber. d. Wiener Akadem. 1884, Bd. 90, I, p. 191. — Nach K. Steyer (Reizkrümmungen bei Phycomyces nitens 1901) ruft eine einseitige Anhäufung von Kohlensäure (Kohlensäurediffusion) bei dem Sporangiumträger von Phycomyces keine tropistische Reizung hervor. Die Experimente von Molisch sind vielfach nicht ausreichend.

gemisch, verhalten sich also positiv aerotropisch. Ausserdem rufen nach diesem Forscher die einseitige Anhäufung von Kohlensäure, sowie die einseitige Wirkung von Aetherdampf, Kampherdampf etc. eine negativ tropistische Wurzelkrümmung hervor, die auch an decapitirten Wurzeln eintritt[1]. Im ganzen sind aber diese Reactionen nur schwach und bedürfen eingehender Studien, die auch zu entscheiden haben, in wie weit solche Reizungen eine Rolle bei den Orientirungsbewegungen der Wurzeln im Wasser und im Boden spielen. Es ist auch noch nicht aufgeklärt, ob das Hervorwachsen gewisser Wurzeln aus dem Schlamm u. s. w.[2]) auf einem wirklichen Aerotropismus oder auf Geotropismus beruht (vgl. II, p. 563), bei dem vielleicht der von dem Sauerstoffgehalt des Mediums etc. abhängige Stimmungswechsel eine Rolle spielt.

§ 116. Hydrotropismus.

Bei manchen Pflanzen wird durch eine Feuchtigkeitsdifferenz in der Luft oder im Boden etc. eine tropistische Krümmungsbewegung hervorgerufen, die entweder dem feuchten Medium zugewandt (positiver Hydrotropismus) oder von ihm abgewandt ist (negativer Hydrotropismus).

Eine solche, und zwar eine positive hydrotropische Fähigkeit besitzen die Haupt- und Nebenwurzeln[3]), die durch dieses Reactionsvermögen veranlasst werden, sich nach der feuchteren Luft oder dem feuchteren Boden hin zu krümmen. Hierdurch werden z. B. an einer einschüssigen Böschung die abwärts wachsenden Wurzeln so abgelenkt, dass das Hervortreten aus dem Boden vermieden wird, oder dass sie sich gegen den Boden zurückkrümmen. Ebenso ist der positive Hydrotropismus für die Rhizoiden von Marchantia[4] vortheilhaft, sowie für die Pollenschläuche[5]), bei denen durch diese Reaction das Anschmiegen an die Narbe befördert wird.

Dagegen verhalten sich die Sporangienträger von Phycomyces und anderen Mucorineen[6]), sowie nach Molisch (l. c.) die Hutstiele von Coprinus velaris

1) Molisch, l. c. p. 194, 172. Vgl. auch Rothert, Flora 1894, Ergzbd. p. 216.

2) Vgl. Jost, Bot. Ztg. 1887, p. 169; Goebel, ebenda p. 717; Schenk, Jahrb. für wiss. Bot. 1889, Bd. 20, p. 534, 564, 569; Wieler, ebenda 1898, Bd. 32, p. 503. — Ueber die Ablenkung von Wurzeln durch sauerstoffarmes Wasser siehe auch A. J. Ewart, Transact. Liverpool Biol. Soc. 1894, Bd. 8, p. 240.

3) Von Knight (Philosophical Transactions 1811, p. 212) wurde festgestellt, dass die psychrometrische Differenz das Hinkrümmen der Wurzel nach dem feuchten Substrate veranlasst. Näher wurde der Hydrotropismus der Wurzeln dann besonders von Sachs (Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1872, Bd. 1, p. 209) und Molisch (Sitzungsb. d. Wiener Akadem. 1883, Bd. 88, Abth. 1, p. 897) studirt. Weitere Literatur bei Molisch l. c. — Ueber Hydrotaxis vgl. Bd. II. § 152. — Wie sich Wurzeln etc. im Boden bei inäqualer Vertheilung der Feuchtigkeit verhalten, ist thatsächlich noch nicht exact untersucht worden.

4) Molisch, l. c. p. 932.

5) Miyoshi, Flora 1894, p. 84.

6) Wortmann, Bot. Ztg. 1881, p. 368; Molisch, l. c. p. 935; S. Dietz, Unters. a. d. botan. Instit. z. Tübingen 1888, Bd. 2, p. 478; K. Steyer, Reizkrümmungen bei Phycomyces 1901, p. 14. — Der negative Hydrotropismus, den Klebs (Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 55) bei dem Sporangiumträger von Sporodinia fand, wird von Falck (Cohn's Beiträge z. Biologie 1901, Bd. 8, p. 237) bestritten. [G. Potts, Flora 1902, Ergzbd. p. 319. Fruchtstiel von Dictyostelium.]

negativ hydrotropisch. Jedoch wird nach Steyer (l. c.) bei Phycomyces in einem gewissen Abstande von der nassen Fläche, also bei bestimmten Feuchtigkeitsverhältnissen der Luft, eine diatrope und bei etwas grösserem Abstand eine schwach positive Krümmung hervorgerufen. Jedenfalls tritt aber zunächst bei dem Hervortreten aus dem Substrate eine energische, negativ hydrotropische Reaction ein, die zur Folge hat, dass die genannten Pilze senkrecht gegen das Substrat gerichtet werden, weil unter normalen Verhältnissen der Wasserdampfgehalt der Luft von dem feuchten Substrate ab allmählich und gleichmässig abnimmt (II, § 119).

Zumeist reagiren freilich die oberirdischen Organe nicht auf psychrometrische Differenzen. Ja sogar bei Keimstengeln ist der Regel nach die hydrotropische Fähigkeit nicht vorhanden, die bis dahin nur bei dem Hypocotyl von Linum usitatissimum [1]) sichergestellt wurde, das schwach negativ hydrotropisch reagirt.

Zur Demonstration kann man Samen in Sägespänen aussäen, die auf einem schief stehenden Sieb, z. B. auf einem mit Stramin überzogenen Rahmen, ausgebreitet sind, oder den von Molisch (l. c.) empfohlenen Trichter aus porösem Thon verwenden. Daraus, dass sich die Wurzeln nur in einer nicht dampfgesättigten Luft nach der den Wasserdampf abgebenden Fläche krümmen, ergiebt sich, dass die psychrometrische Differenz die äussere Ursache dieser tropistischen Reaction ist. Um mit Phycomyces etc. zu operiren, bedeckt man das Cultursubstrat (Brotwürfel etc.) mit einer durchlochten Glimmerplatte und verwendet die aus dem Loche hervortretenden Sporangienträger.

Durch Hydrotropismus wird auch bewirkt, dass die Sporangienträger bei dichtem Wuchs eine divergente Stellung annehmen, und dass dieselben öfters eine gewisse positive oder negative Krümmung gegen Stäbe aus Metall oder anderen Stoffen ausführen, die in den Culturboden eingesteckt sind [2]). Denn nach Errera [3]) und Steyer [4]) scheinen diese Reizwirkungen darauf zu beruhen, dass ein psychrometrisches Gefälle hergestellt wird, weil die Stäbe entweder Wasserdampf abgeben oder condensiren, oder auch durch Erwärmung die relative Dampfsättigung der umgebenden Luftschicht herabsetzen. Ferner wird durch die Transpiration der Sporangiumträger die psychrometrische Differenz hervorgerufen, welche die gegenseitige Abkrümmung und hierdurch die Ueberführung der Sporangiumträger in die divergente Gleichgewichtslage veranlasst. Vorläufig hat man wenigstens keine Veranlassung, mit Elfving (l. c.) eine räthselhafte Fernwirkung anzunehmen, wenn auch nicht ausgeschlossen ist, dass unter Umständen noch andere Reizungen mitwirken.

Da unsere Nomenclatur der Tropismen auf die äusseren Reizbedingungen basirt ist, so ist natürlich kein Grund zu einer Aenderung gegeben, wenn sich herausstellen sollte, dass im näheren als Reiz die ungleiche Transpiration wirkt, welche durch das psychrometrische Gefälle verursacht wird (II, § 117). — Ueber die Localisation der hydrotropischen Reizperception vgl. II, § 120.

---

1) Molisch, l. c. p. 937; Dietz, l. c. p. 480. Nach Vöchting, Bot. Ztg. 1902, p. 98, sind Kartoffelsprosse hydrotropisch. [Vgl. dazu M. Singer, Bericht d. bot. Gesellsch. 1903, p. 175.]

2) F. Elfving, Ueber physiologische Fernwirkung einiger Körper, Helsingfors 1890; Zur Kenntniss d. pflanzlichen Irritabilität 1893 (Sep. a. Öfversigt of Finska Vet.-Soc. Förhandlingar XXXVI).

3) Errera, Annals of Botany 1892, Bd. 6, p. 373.

4) R. Steyer, l. c. p. 16, 21.

§ 117. Thigmotropismus, Rheotropismus, Traumatropismus.

Wenn wir auch alle Orientirungsbewegungen, die durch mechanische Reize ausgelöst werden, als Mechanotropismen zusammmenfassen können, so müssen wir doch im näheren, auf Grund des differenten Empfindungsvermögens, verschiedene Tropismen unterscheiden (II, p. 154), von denen das, was über das Vorkommen von Thigmotropismus, Rheotropismus und Traumatropismus bekannt ist, an dieser Stelle mitgetheilt werden soll.

Thigmotropismus oder Haptotropismus (vgl. II, p. 155). In Bezug auf diesen können wir uns kurz fassen, da die bezüglichen tropistischen Reactionen der Ranken, des Sporangiumträgers von Phycomyces u. s. w. bereits (II, § 88, 93) besprochen sind. Bei dieser Gelegenheit ist auch das besondere Empfindungsvermögen, die Tast- oder Kitzelreizbarkeit, charakterisirt, vermöge welcher zwar durch die sanfte Berührung mit einem festen Körper, aber nicht durch eine beliebige Erschütterung oder Zerrung, also auch nicht durch einen Flüssigkeitsstrahl oder durch den Wind, eine Reizung ausgelöst wird.

Die Stossreizbarkeit, die Reizung durch beliebige Erschütterungen, ist nicht zur Erzielung auffälliger Orientirungsbewegungen nutzbar gemacht. Indess sind vielleicht gewisse Krümmungen, die durch einseitiges Reiben oder Stossen hervorgerufen werden (vgl. II, p. 65 Anm.), als seismotropische Reactionen anzusprechen.

Rheotropismus. Während die thigmotropisch empfindlichen Objecte durch einen Wasserstrahl nicht gereizt werden, ist die rheotropische Sensibilität gerade dadurch charakterisirt, dass durch den einseitigen Angriff des Wasserstromes die tropistische Reaction ausgelöst wird. Eine solche positiv rheotropische Reactionsfähigkeit besitzen, wie Jönsson[1]) entdeckte, verschiedene Wurzeln, von denen nach Juel (l. c. p. 515) z. B. die Wurzel von Vicia sativa schon gut reagirt, wenn sich das Wasser nur mit einer Schnelligkeit von 0,3 mm in 1 Secunde bewegt. Dagegen scheint die Schnelligkeit für die Reizung der Keimwurzel von Zea mays etwas höher, etwa bei einer Wasserbewegung von 3 mm in 1 Secunde, zu liegen. Die Schnelligkeit und Ausgiebigkeit der Krümmung wird durch eine mässige Steigerung der Wasserbewegung erhöht, bei weiterer Steigerung aber verlangsamt, und bei einer Bewegungsschnelligkeit von 500 mm in 1 Secunde pflegt nach Juel bei Vicia sativa ein Theil der Wurzeln sogar in der Stromrichtung gekrümmt zu werden. Vermuthlich wird dieses durch die mechanische Wirkung des Wasserstromes verursacht. Jedoch scheint nach Berg (l. c. p. 5) eine Umstimmung durch niedere Temperatur zu

---

1) Lit. B. Jönsson, Bericht d. botan. Gesellsch. 1883. p. 518; A. Berg, Studien über Rheotropismus bei den Keimwurzeln 1889 (Sep. a. Lunds Universitets Arsskrift Bd. 35); H. O. Juel, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 34, p. 507. — Unter den von Berg untersuchten Objecten reagirten nur die Wurzeln von Soja hispida nicht rheotropisch. [F. C. Newcombe, Botan. Gazette 1902, Bd. 33, p. 177; Annals of Botany 1902, Bd. 16, p. 429, fand verschiedene Wurzeln unempfindlich.]

veranlassen, dass die Wurzel nicht mehr positiv, sondern negativ rheotropisch reagirt. Da sich nach Juel (l. c. p. 526) unter normalen Verhältnissen auch die decapitirten Wurzeln positiv rheotropisch krümmen, so wird der rheotropische Reiz nicht oder doch nicht allein von der Wurzelspitze percipirt. Nach Newcombe (l. c.) kommt diese Perceptionsfähigkeit der ganzen wachsenden Partie, sowie auch der zuächst an die Streckungszone anstossenden, ausgewachsenen Zone zu.

Ausserdem ist der Rheotropismus nur noch für Pilzmycel nachgewiesen, das sich nach Jönsson (l. c.) bei Phycomyces und Mucor negativ, bei Botrytis cinerea vorwiegend positiv rheotropisch verhält (über Rheotaxis der Plasmodien etc. vgl. II, § 152). Diese Reizung wird schon durch die langsame Wasserbewegung hervorgerufen, die entsteht, wenn der Streifen Fliesspapier, auf

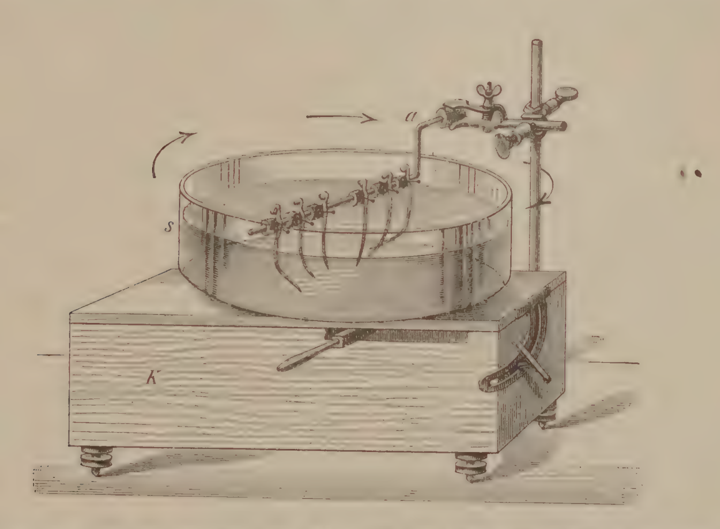


Fig. 67. Durch die Pfeile ist die Richtung der Rotation und der Wasserbewegung angegeben, welche in 16 Stunden an den Wurzeln von Vicia sativa die aus der Figur ersichtliche rheotropische Krümmung veranlasste.

welchem die Pilze wachsen, mit jedem Ende in ein Gefäss mit Nährflüssigkeit taucht, von denen das eine etwas höher steht als das andere.

Zur Demonstration setze ich eine grössere Glasschale (s. Fig. 67) durch den Klinostaten *k* in drehende Bewegung und erziele dadurch, dass das mitbewegte Wasser mit einer gewissen, mit dem Abstand von der Drehungsachse veränderlichen Schnelligkeit gegen die Keimwurzeln wirkt, die an dem fixirten Glasrohr *a* befestigt sind[1]). Natürlich erhält man dasselbe Resultat, wenn sich die Schale und das Wasser in Ruhe befinden und die Keimpflanzen in entsprechende Bewegung gesetzt werden. Diese Methode wandte Berg (l. c.) an, der bei anderen Versuchen das Wasser in der Schale durch einen eingeleiteten Wasserstrom in Rotation versetzte oder, wie es Jönsson that, die Wurzeln in das in einer Rinne geradlinig fortströmende Wasser brachte. Ferner

1) Näheres über d. Methodik vgl. Juel, l. c. p. 510.

wurde von Berg dargethan, dass auch die im Boden befindlichen Wurzeln rheotropisch reagiren.

Traumatropismus. Durch Verletzungen wird allgemein eine Wundreaction hervorgerufen, und zudem kann die Verletzung oder Abtödtung einzelner Theile durch correlative Einflüsse in der Nähe und Ferne auffällige formative und motorische Reactionen veranlassen (II, § 38, 45, 46). Zu solchen Reactionen zählen auch die tropistischen Krümmungsbewegungen, die ausgelöst werden, wenn der Vegetationspunkt der Erd- oder Luftwurzeln durch Anschneiden, Aetzen mit Höllenstein, Anbrennen etc. localisirt und einseitig verletzt oder abgetödtet wird[1]). Es beginnt dann nach einigen Stunden in der Streckungszone der Wurzel eine Krümmungsbewegung, die von dem verletzenden Angriff und der verletzten Stelle abgewandt, also als negativ traumatropisch zu bezeichnen ist (Fig. 68). Diese Krümmung, die ungefähr gleich schnell wie die geotropische Reizbewegung eintritt (II, § 123), wird schon bei sehr geringer Verletzung bemerklich und kann bei mässiger Verletzung so weit fortschreiten, dass die Wurzel eine Schlinge bildet (Fig. 68 *B*).



Fig. 68. Vicia faba. Die einseitige Berührung der Wurzelspitze (bei *c*) mit Silbernitrat hatte zur Folge, dass im Laufe von 16 Stunden die in *A* und *B* abgebildete Krümmung ausgeführt wurde.

Da es sich um eine tropistische Reizung handelt, deren Perception auf die Wurzelspitze beschränkt ist (II, § 120), so unterbleibt die Reaction, wenn die Wurzelspitze allseitig gleichmässig abgetödtet oder entfernt wird, während ein asymmetrisches Abschneiden der äussersten Wurzelspitze eine entsprechende traumatropische Krümmung veranlasst. Uebrigens wird diese Reaction nach Spalding[2]) nicht durch die einseitige Verletzung der äusseren Wurzelhaube, sondern nur durch die Verletzung des Meristems des Wurzelkörpers ausgelöst.

Unter solchen Umständen ist es verständlich, dass leichte Reibungen keinen Erfolg haben. Jedoch reicht sicherlich die Wachsthumsenergie der Wurzel aus, um beim Durchbrechen des Bodens durch Reibung an Steinen etc. eine traumatische Reizung und damit ein Abkrümmen von dem hemmenden und schädigenden Körper zu bewirken (II, § 131). Dagegen scheint die Wurzelspitze keine thigmotropische Sensibilität zu besitzen. Denn die negativ tropistische Krümmung, welche Darwin beobachtete, als er Stückchen von Papier etc. einseitig an die Wurzelspitze klebte, war offenbar die Folge einer traumatischen Reizung, die factisch ziemlich leicht, z. B. auch durch das einseitige Betupfen mit etwas Alkohol oder Schellacklösung u. s. w., erzielt wird[3]).

1) Lit. Ch. Darwin, Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 164; V. M. Spalding, Annals of Botany 1894, Bd. 8, p. 423; J. B. Pollock, Botanic. Gazette 1900, Bd. 29, p. 1.

2) Spalding, l. c. p. 432. Im Näheren sieht Mac Dougal (Botanic. Gazette 1897. Bd. 23, p. 307) das Periblem der Wurzelspitze als das reizempfindliche Gewebe an.

3) Vgl. Spalding, l. c. p. 426; Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1893, p. 373.

Es ist von vornherein zu erwarten, dass die traumatropische Reizung nicht durch die allgemein eintretende, transitorische Wundreaction, sondern, analog wie bei correlativen Erfolgen (II, § 45, 46), durch den hergestellten Defect veranlasst wird, der eben zur Folge hat, dass sich die von der Wurzelspitze ausgehenden correlativen Beziehungen nunmehr asymmetrisch gestalten und dadurch bewirken, dass oberhalb der Wundstelle, in der Streckungszone, eine einseitige, relative Beschleunigung des Längenwachsthums eintritt. Diese Auffassung wird durch die Beobachtungen Spalding's (l. c. p. 437) bestätigt. Wird nämlich die Wurzel sogleich nach der einseitigen Verletzung der Spitze in Gips eingeschlossen, so tritt eine energische traumatrope Krümmung auch dann ein, wenn die Wurzel nach 8 Tagen aus dem Gipsverband entfernt wird, der bis dahin die Ausführung der Krümmung unmöglich gemacht hatte. In dieser Zeit dürfte aber, nach anderweitigen Erfahrungen (II, § 38), die allgemeine Wundreaction der Hauptsache nach abgelaufen sein, während thatsächlich die Regeneration des Defectes verhindert wurde.

Die traumatropische Krümmung wurde von Ch. Darwin (l. c.) entdeckt und späterhin in meinem Institut von Spalding (l. c.) näher untersucht. Durch diese Studien wurde auch erwiesen, dass von verschiedenen Forschern[1] mit Unrecht die Existenz der traumatropischen Reizkrümmung der Wurzeln bezweifelt worden war. Natürlich handelt es sich aber nicht um eine tropistische Reizkrümmung, wenn durch einseitiges Abtödten von Geweben in der Streckungszone der Wurzel oder anderer Organe eine einseitige Wachsthumshemmung geschaffen und hierdurch, in Verbindung mit dem Fortwachsen der antagonistischen Gewebe, eine Krümmung bewirkt wird (vgl. Spalding, l. c. p. 428). Auch können wir von einem typischen Traumatropismus dann nicht reden, wenn durch die einseitige Einwirkung von Agentien, die mit der Zeit tödten (II, § 63), zunächst eine einseitige Verzögerung des Wachsens und auf diese Weise eine Krümmung verursacht wird. In dieser Weise werden thatsächlich nach Newcombe die fälschlich als thigmotropische Reactionen angesprochenen Krümmungen der Erdwurzeln bewirkt (II, p. 459), und vielleicht werden ähnliche Erfolge auch durch die einseitige Einwirkung von schädigenden Gasen hervorgerufen. Derartige Verhältnisse bringen es mit sich, dass die traumatropischen Reizbewegungen ungetrübt hervortreten, wenn, wie bei der Wurzel, die Perceptions- und Actionszone räumlich getrennt liegen. Jedoch ist es nicht nöthig, dass überall, wo eine solche räumliche Separirung für andere Reize besteht, durch Verletzung der percipirenden Zone auch eine traumatropische Krümmung veranlasst wird. In der That scheint die heliotropisch empfindliche Spitze des Scheidenblattes am Keimpflänzchen von Avena etc. (II, § 120) nicht traumatropisch sensibel zu sein.

Vielleicht wurden auf gleiche Weise die Krümmungen erzielt, die Nemec (Jahresber. f. wiss. Bot. 1901, Bd. 36, p. 87) erhielt, als er Gipsklümpchen einseitig an der Wurzelspitze befestigte. — Uebrigens wäre es auch möglich, dass, analog wie bei vielen anderen correlativen Prozessen (Bd. II, § 45), schon eine localisirte mechanische Wachsthumshemmung des lebendigen Urmeristems als tropistischer Reiz wirkt. — Vgl. auch Bd. II, § 93.

1) Die Literatur ist bei Spalding (l. c. p. 440) und im Botan. Centralbl. 1883, Bd. 13, p. 180 zusammengestellt.

Aus dem Vorstehenden ist ohne weiteres zu ersehen, dass es sich bei den genannten Mechanotropismen um specifisch verschiedene Reizbedingungen und Sensibilitäten handelt. Bei dem Traumatropismus ist es ohnehin gleichgiltig, ob durch mechanische, chemische oder andere Eingriffe derjenige Defect hergestellt wird, der durch seine Existenz als Reizanstoss wirkt (II, § 38). Die beiden anderen Mechanotropismen unterscheiden sich aber darin, dass die rheotropische Reizung durch einen Wasserstrom, die thigmotropische aber nicht durch diesen, wohl aber durch die Reibung eines festen Körpers ausgelöst wird.

Unmöglich wäre es aber nicht, dass dem Rheotropismus, Hydrotropismus und Osmotropismus dieselbe Sensibilität und derselbe unmittelbare Reizanstoss zu Grunde liegen[1]. Denn bei dem Osmotropismus und Hydrotropismus könnte der Reizanstoss auf einer Turgordifferenz in den beiden Flanken des reizempfänglichen Organes beruhen, die in dem ersten Falle durch das Concentrationsgefälle in der umgebenden Lösung, in dem zweiten Falle durch die hygrometrische Differenz in der Luft, d. h. durch die hierdurch verursachte stärkere Transpiration der einen Flanke, hergestellt und unterhalten wird. Eine solche Turgordifferenz ist zwar bei der rheotropischen Reizung ausgeschlossen, doch könnte der Wasserstrom, ausser durch die ungleiche Vertheilung des Aussendruckes, auch durch einseitiges Einpressen von Wasser und die Erzielung einer bestimmt gerichteten Wasserbewegung im Inneren des Organes als Reiz wirken.

Da aber, nach den Erfahrungen an der freilich geringen Zahl von Versuchsobjecten, die fraglichen Reizreactionen sich nicht gegenseitig bedingen, sondern separirt ausgebildet sein können, so müssen wir zunächst annehmen, dass dem Rheotropismus, Hydrotropismus und Osmotropismus differente Sensibilitäten zu Grunde liegen (I, p. 14; II, § 77). So scheinen die ausgezeichnet hydrotropischen Wurzeln nicht osmotropisch zu sein, während für das osmotropisch reagirende Mycelium gewisser Pilze kein Hydrotropismus[2], wohl aber Rheotropismus nachgewiesen werden konnte. Bei den Wurzeln ist zwar gleichzeitig die rheotropische und die hydrotropische Reactionsfähigkeit ausgebildet, jedoch wird der rheotropische Reiz auch in der Streckungszone, der hydrotropische nur in der Spitze percipirt (II, § 120). Fernere Studien, die auch die freibeweglichen Organismen zu berücksichtigen haben (vgl. II, § 152, 153), werden vermuthlich noch weitere Beispiele für vereintes und getrenntes Vorkommen dieser Sensibilitäten liefern.

Thatsächlich ist auch in den hier behandelten Fällen der Perceptionsprocess noch nicht näher aufgeklärt (vgl. II, § 125 ff.). So wissen wir nicht zu sagen, ob in strömendem Wasser, das ja auch die Forelle veranlasst, sich in bestimmte Richtung zum Strome zu stellen, die Druckdifferenz an der Oberfläche der Pflanze oder die einseitige Einpressung des Wassers und die hierdurch erzielte Wasserbewegung als Reiz empfunden werden. Ebenso ist es noch fraglich, ob die hydrotropische Reizung darauf beruht, dass die Feuchtigkeitsdifferenz der Luft oder

---

1) Vgl. auch Juel, l. c. p. 533; Rothert, Flora 1901, p. 415.

2) A. Steyer, Reizkrümmungen von Phycomyces 1901, p. 28. — Der Sporangiumträger von Phycomyces ist aber stark hydrotropisch.

die Transpiration oder die hierdurch erzielte Turgordifferenz als Reiz wirkt[1]). Es kann also sehr wohl die osmotropische Reizung auf einer anders gearteten Sensibilität und auf anderen Vorgängen beruhen, als die hydrotropische Sensibilität. So ist es z. B. zu verstehen, dass, soviel bekannt ist, die stärkere Ausbildung der Cuticula wohl durch die Transpiration, aber nicht durch die Turgordepression veranlasst wird, welche durch die osmotische Wirkung einer Salzlösung hergestellt und unterhalten wird. Auch ist es bekannt, dass eine bestimmt gerichtete Wasserbewegung speciell bei der Ausbildung der Leitbahnen als Reiz wirksam sein kann (vgl. II, p. 141). Es ist auch bereits angedeutet, dass vielleicht noch besondere, specifische Sensibilitäten für anders geartete mechanische Anstösse ausgebildet sind (II, p. 154). Ferner ist zu beachten, dass den hydrotropischen (oder anderen) Reactionen verschiedener Organe nicht nothwendig derselbe Perceptionsprocess zu Grunde liegen muss, und dass somit aus dem Nachweis der Identität des hydrotropischen und osmotropischen Reizungsprocesses bei einer Pflanze nicht gefolgert werden darf, dass eine solche Uebereinstimmung in allen Fällen besteht.

§ 118. Galvanotropismus.

Da viele freibewegliche Organismen in ausgezeichneter Weise galvanotactisch reagiren (II, § 154), so werden wohl auch verschiedene Pflanzenorgane zu galvanotropischen Krümmungsbewegungen befähigt sein. Bis dahin ist aber diese Reactionsfähigkeit nur bei Keimwurzeln beobachtet, für welche von einigen Forschern positiver, von anderen negativer Galvanotropismus angegeben wird[2]). Vielleicht erklären sich diese Widersprüche daraus, dass sich nach Brunchhorst die Wurzeln bei schwachem Strome nach der Kathode, bei stärkerem Strome nach der Anode krümmen. Zur näheren Aufklärung sind also weitere Studien nöthig, durch die auch entschieden werden muss, ob die positiv (nach der Anode) gerichtete Krümmung, wie es Brunchhorst will, nur eine Folge der einseitigen Schädigung der Wurzel ist (vgl. II, p. 459), welche durch den stärkeren Strom hervorgerufen wird.

Ferner wird näher zu untersuchen sein, ob es sich bei den negativ gerichteten Krümmungen des Sporangiumträgers von Phycomyces, die Hegler[3]) bei der Einwirkung elektrischer Strahlen (Hertz'scher Wellen) sah, sowie bei den

---

1) Vgl. Bd. II, p. 141. — Aus dem von Elfving (Zur Kenntniss d. pflanzlichen Irritabilität 1893, p. 4) geführten Nachweis, dass der stark hydrotropische Sporangiumträger von Phycomyces durch den Anprall eines Stromes dampfgesättigter Luft nicht zu einer Krümmung veranlasst wird, lassen sich zur Zeit keine weitergehenden Schlüsse über die Reizbedingungen ziehen.

2) Elfving, Bot. Ztg. 1882, p. 257; J. Müller-Hettlingen, Pflüger's Archiv f. Physiolog. 1883, Bd. 31, p. 201; Brunchhorst, Ber. d. bot. Gesellsch. 1884, p. 204; Notizen über d. Galvanotropismus 1889 (Sep. a. Bergens Museums Aarsberetning); L. Rischawi, Botan. Centralbl. 1885, Bd. 22, p. 121.

3) R. Hegler, Ueber die physiologische Wirkung der Hertz'schen Elektricitätswellen auf Pflanzen 1891 (Sep. a. Verhandlg. d. Gesellsch. deutscher Naturforscher u. Aerzte in Halle).

negativen Krümmungen, die Letellier[1]) bei einer Potentialdifferenz im elektrischen Felde beobachtete, um eine reale elektrotropische Reizkrümmung handelt. Zudem bleibt noch zu ermitteln, ob und in wie weit der galvanische Strom, die elektrischen Strahlen u. s. w.[2]) in ihren tropistischen Reizwirkungen übereinstimmen.

Ich beschränke mich auf diese kurzen Andeutungen und bemerke noch, dass nach Brunchhorst (l. c.) die durch einen stärkeren galvanischen Strom hervorgerufene, positiv gerichtete Wurzelkrümmung auch an der decapitirten Wurzel eintritt, während bei dieser durch einen schwachen Strom keine galvanotropische Krümmung hervorgerufen wird. Desshalb, und weil ein schwacher Strom eine negativ gerichtete Krümmung auch dann hervorrief, wenn nur die Wurzelspitze in das vom galvanischen Strome durchflossene Wasser tauchte (Brunchhorst l. c.), oder den durchströmten, nassen Flanelllappen berührte (Müller-Hettlingen l. c.), scheint die Wurzelspitze zur Perception des negativ galvanotropischen Reizes befähigt zu sein[3]).

Ueber die galvanotropischen Auslösungsprozesse vgl. II, § 154.

§ 119. Eigenrichtung und Substratrichtung.

Aus der Besprechung der verschiedenen tropistischen Fähigkeiten ist ohne weiteres zu ersehen, dass der Culturboden durch chemotropische, hydrotropische, rheotropische und andere Reize einen orientirenden Einfluss auszuüben vermag[4]). An dieser Stelle sei aber nur auf eine besonders auffallende Richtwirkung des Substrates, nämlich darauf hingewiesen, dass sich die nach aussen hervortretenden Sporangiumträger von Mucor, Phycomyces, Pilobolus etc. senkrecht gegen den Culturboden stellen[5]). Es wird dieses in erster Linie durch den negativen Hydrotropismus der Sporangiumträger verursacht, d. h. dadurch,

---

1) A. Letellier, Bullet. d. l. soc. Botan. d. France 1899, Bd. 6, p. 11. — Mit Phycomyces erhielt K. Steyer (Reizkrümmungen bei Phycomyces 1901, p. 17) negative Resultate. — Ueber Wirkung statischer Elektricität etc. vgl. auch B. Danilewsky, Die physiolog. Fernwirkungen d. Elektricität 1902; J. J. Loeb, Pflüger's Archiv für Physiologie 1897, Bd. 67, p. 483; Bd. 69, p. 99.

2) Die Inductionsschläge wirken, auch bei den Ranken, wie eine mechanische Reizung. Pfeffer, Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1885, Bd. 1, p. 504. Vgl. diesen Bd. II, p. 123 u. § 154.

3) Vgl. übrigens Rothert, Flora 1894, Ergsbd. p. 213.

4) Vgl. Bd. II. § 108—116, 131, 132, wo auch an einigen Beispielen auf die Combination der tropistischen Reize mit formativen und anderen Reizen hingewiesen ist. Ueber formative Wirkungen siehe auch Bd. II. Kap. VI. — Selbstverständlich kann der Boden auch durch Lichtentziehung, sowie durch Herstellung der Bedingungen für eine heliotropische Reizung wirken.

5) Schon beobachtet von Dutrochet, Rech. anatom. et physiolog. 1824, p. 100. Näher studirt von Sachs, Arbeit. d. botan. Institut. in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 221 u. von S. Dietz, Untersuch. a. d. botan. Instit. zu Tübingen 1888, Bd. 3, p. 478. Nach Dietz soll beim Hervorbrechen aus dem Substrat auch die thigmotropische Reizung richtend wirken, was indess nach K. Steyer (Reizkrümmungen bei Phycomyces 1901, p. 27) nicht der Fall sein dürfte. — Die Annahme von Sachs (l. c.), dass sich die Keimstengel (ohne heliotropische Reizung) senkrecht gegen einen feuchten Torfwürfel etc. stellen, ist nach Dietz (l. c. p. 480) irrig.

dass sich diese Organe gegenüber der hydrotropischen Reizwirkung in der Gleichgewichtslage befinden, wenn sie parallel zur Diffusionsrichtung des von dem feuchten Substrate ausgehenden Wasserdampfes gerichtet sind[1]. Diese Substratwirkung überwiegt zunächst derart, dass sie auch an den vertical stehenden Flächen eines Brotwürfels die Richtung der jugendlichen Sporangiumträger bestimmt, die sich bei weiterer Verlängerung geotropisch aufwärts krümmen. Es wird dieses dadurch bewirkt, dass die negativ hydrotropische Reizwirkung mit der Entfernung von dem Substrate abnimmt (II, § 114). Dass aber die jugendlichen Sporangienträger negativ geotropisch reagiren, ergiebt sich daraus, dass an denselben die negativ geotropische Krümmung sehr bald nach dem Hervortreten aus dem Substrate beginnt, wenn der geotropische Reiz (durch Centrifugalkraft) gesteigert (II, § 124) wird oder wenn der hydrotropische Reiz durch den Aufenthalt in einem dampfgesättigten Raum eliminirt wird.

Wie von einem todten, können natürlich auch von einem lebenden Substrate Richtungsreize ausgehen. Durch solche werden z. B. Pollenschläuche, sowie parasitische Pilze in das Innere lebendiger Gewebe und zu ihrem Ziele geführt (II, p. 584). Auch kommt der Erfolg von Richtungsreizen darin zum Ausdruck, dass sich die Sprosse der Mistel, die aus der befallenen Pflanze hervortretenden Sporangien- und Conidienträger parasitischer Pilze etc. in einem bestimmten Winkel, zumeist senkrecht, gegen das Substrat stellen. Ferner ist schon (II, § 50, 113) darauf hingewiesen, dass bei dem symbiotischen Zusammenleben nicht nur formative, sondern auch directive Wechselwirkungen ausgeübt werden.

Alle diese Verhältnisse gestalten sich aber, wie schon hervorgehoben wurde (II, Kap. VII), noch viel complicirter und mannigfaltiger bei dem selbstregulatorischen Walten in einem Organismus. Denn durch dieses wird nicht nur der Entstehungs- und der Ursprungsort eines Sprosses, einer Wurzel, eines Haares u. s. w. bestimmt, sondern auch eine jede Sprossung veranlasst, sich zur producirenden Mutterachse in einen bestimmten Winkel, den Eigenwinkel, zu stellen, der natürlich nur erreicht und eingehalten wird, wenn keine anderen Factoren richtend und störend eingreifen. Dieses stets vorhandene, autogene Richtungsstreben ist also unter allen Umständen ein mitwirkender Factor. Auch wird es durch diese Eigenrichtung (diesen Autotropismus) erzielt, dass ein Spross, eine Wurzel, ein Blatt u. s. w. aus inneren Ursachen geradlinig fortwächst oder sich krümmt, also sich autoorthotrop oder autocampylotrop verhält (II, p. 549), dass ferner bei einer Keimpflanze der Spross und die Keimwurzel einen Winkel von 180 Grad miteinander bilden.

Zur Kennzeichnung dieses autogenen directiven Waltens, das stets und überall thätig ist, benutzen wir die Bezeichnung Autotropismus[2] (Eigenrichtung)

---

1) Vgl. II, § 114. — In analoger Weise werden sich negativ heliotropische Organe stellen, wenn das Substrat nach allen Seiten Lichtstrahlen aussendet.

2) Die Bezeichnung Eigenrichtung wurde von mir (Pflanzenphysiol. I. Aufl. 1881, Bd. 2, p. 286) allgemein zur Kennzeichnung der autogenen directiven Erfolge angewandt, die man, im Gegensatz zu den aitiogenen Richtungsreactionen (den Aitiotropismen), Autotropismen nennen kann (Pfeffer, Die Reizbarkeit der Pflanzen 1893, p. 19 Anmerk.). Diese Benennungen sind jedenfalls practischer, als die von Vöchting (Bewegungen d. Blüthen u. Früchte 1882, p. 31, 192) angewandten Bezeichnungen Rectipetalität und Curvipetalität,

in demselben Sinne wie Automorphose. Da Automorphose, im weiteren Sinne genommen, auch die autogene Richtungsthätigkeit umfasst, so gelten die früheren allgemeinen Erörterungen (II, p. 161) ebenso für den Autotropismus. Unter Hinweis auf diese Erörterungen sei nur daran erinnert, dass eine Veränderung der Eigenrichtung durch eine selbstthätige Modification in dem Complex der dirigirenden inneren Factoren möglich ist, dass aber auch, bei Constanz der inneren Factoren, eine Verschiebung der autogenen Gleichgewichtslage durch eine Veränderung der (diffusen) Aussenbedingungen veranlasst werden kann (II. p. 161, 388). Letzteres geschieht u. a. bei den photonastischen, thermonastischen etc. Bewegungen (II, § 96), während die autonomen Bewegungen (II. § 79, 80) zahlreiche Beispiele für autogene Richtungsänderungen liefern, die mit oder ohne die Zuhilfenahme eines geotropischen, oder eines anderen (autogenen) tropistischen Stimmungswechsels, langsam oder schnell, einmal oder wiederholt zu Stande kommen.

Das selbstregulatorische Walten bringt es, wie schon früher (II, p. 365, 516) erörtert wurde, mit sich, dass durch eine Störung, also auch durch eine jede Ausbiegung, Reactionen erweckt werden, die auf die Wiederherstellung der autogenen Gleichgewichtslage hinarbeiten. Hierdurch wird in der That nicht nur der Rückgang bei dem gereizten Blattgelenk von Mimosa pudica, sondern ebenso die Ausgleichung einer Krümmung erzielt, die bei einem Sprosse, einem Blatte, einer Wurzel, bei einem einzelligen Organe etc. durch eine gewaltsame Beugung oder durch eine transitorische geotropische oder eine andere tropistische Reizung hervorgerufen wurde[1]. Auch ist bereits (II, p. 366) darauf hingewiesen, dass und warum die endliche Ruhelage zuweilen erst nach einigen Oscillationen um die Gleichgewichtslage erreicht wird (vgl. auch Baranetzky, l. c.).

Da der Ausgleich Actionsfähigkeit voraussetzt, so kann die autotropistische Rückregulation jederzeit in einem zu Variationsbewegungen befähigten Gelenke ausgeführt werden, aber nicht mehr in Geweben, die mit dem Auswachsen die Bewegungsfähigkeit verloren haben (vgl. II, § 76, 78). Es ist aber beachtenswerth, dass sich die actionsfähige Zone einer Wurzel, eines Sprosses etc., sofern sie autoorthotrop ist, durch die autogene Regulation auch dann gerade streckt und geradlinig fortwächst, wenn die anschliessenden Theile gekrümmt bleiben,

---

welche sich eigentlich nur auf Blumenblätter beziehen. Vgl. auch Czapek, Jahrb. f. wiss. Botan. 1895, Bd. 27, p. 313. — Mit Rücksicht auf die interne, regulirende Reizwirkung schliessen sich die Eigenrichtungen den Tropismen an. Jedoch steht nichts im Wege, in Hinsicht darauf, dass die Bewegungsthätigkeit bei Constanz der Aussenverhältnisse eintritt, von »Autonastie« (bez. Autoepinastie etc.) zu reden. — Mit dem von Noll (Sitzungsb. d. Niederrhein. Gesellsch. f. Natur- u. Heilkunde 15. Jan. 1900) benutzten Ausdruck »Morphästhesie« ist auch nur gesagt, dass durch die automorphotische Thätigkeit eine bestimmt gerichtete Productionsthätigkeit und somit bestimmte Symmetrieverhältnisse erzielt werden.

1) Ueber derartige Versuche vgl. Vöchting, l. c. 1882, p. 31, 182, 192; F. Darwin u. T. M. Pertz, Annals of Botany 1892, Bd. 6, p. 247; Czapek, l. c. 1895, p. 308; Kohl. Ber. d. bot. Gesellsch. 1898, p. 169; J. Baranetzky, Flora 1901, Ergsbd. p. 143. — Entsprechende Betrachtungen finden sich auch schon bei Bonnet, Nutzen d. Blätter 1762, p. 170; Dutrochet, Mémoires etc., Bruxelles 1837, p. 320, Annal. d. scienc. naturell. 1844, III. sér., Bd. 2, p. 98; H. Müller, Flora 1876, p. 91; Darwin, Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 396.

weil sie ausgewachsen sind oder gewaltsam an der Ausführung der angestrebten autogenen Krümmung verhindert werden. Daraus ergiebt sich, dass die durch die Einkrümmung veranlasste autotropische Reaction im wesentlichen localisirt erweckt wird und localisirt bleibt. Dem entspricht es ebenfalls, dass die autotrope Rückkrümmung auch in der decapitirten Wurzel eintritt[1]), obgleich nur die Wurzelspitze den geotropischen u. s. w. Reiz percipirt (II, § 120).

Bei der correlativen Verkettung des Innengetriebes wird vermuthlich auch die autotropistische Reizung auf eine geringe, in einzelnen Fällen aber wohl auf eine etwas ansehnlichere Distanz fortgeleitet und wirksam werden (vgl. II, § 46)[2]). Auf einer solchen dirigirenden Fernwirkung dürfte es wohl z. Th. beruhen, dass z. B. die soeben hervortretenden Seitenäste und Seitenwurzeln zunächst annähernd die Eigenrichtung einhalten, mit der zunehmenden Verlängerung aber durch den geotropischen Reiz mehr und mehr abgelenkt und in die geotropische Gleichgewichtslage übergeführt werden. Etwas ähnliches, nämlich eine allmähliche Abnahme der von dem todten Substrat ausgehenden Richtwirkung, haben wir bereits für die Sporangienträger von Mucorineen kennen gelernt. Dass in der That in einiger Entfernung von dem lebenden oder todten Substrat die von diesem ausgehende Richtwirkung unmerklich werden kann, ergiebt sich daraus, dass die verlängerten Sporangienträger immer die parallelogeotrope, die Seitenwurzeln immer dieselbe plagiogeotrope Gleichgewichtslage, d. h. denselben geotropischen Grenzwinkel, erreichen, gleichviel ob sie dabei rechtwinkelig, schiefwinkelig oder parallel zur Mutterachse orientirt sind[3]). In den geradlinig fortwachsenden Partien hört natürlich die durch die Krümmung erweckte autotropische Gegenreaction auf, die es mit sich bringt, dass auch die durch einen einzelnen, aitiogenen Reiz ausgelöste Reaction aus zwei antagonistischen Krümmungsbestrebungen resultirt (II, p. 366).

Eine Seitensprossung wird also nur dann in dem ursprünglichen Eigenwinkel fortwachsen, wenn sie autoorthotrop ist, und wenn sie die autoorthotropen Richtungsbestrebungen ungestört ausführen kann. Das ist, sofern keine mechanischen Hindernisse in den Weg treten, häufig bei Haaren, sowie bei Seitenwurzeln zweiter und höherer Ordnung der Fall, die nicht geotropisch reagiren, und vermöge ihres Autotropismus rechtwinkelig oder schiefwinkelig gegen das erzeugende Organ orientirt sind (II, p. 563). Wird aber die geotropische Reizkrümmung durch Drehung am Klinostaten eliminirt, so halten nunmehr auch die Seitenwurzeln erster Ordnung den Eigenwinkel ein und sind demgemäss zum Theil sogar rechtwinkelig gegen die Mutterachse gerichtet, während sie bei geotropischer Reizung mit dem Lothe, folglich

---

1) Czapek, l. c. p. 322.

2) Natürlich kann z. B. in Folge des Wegschneidens eines Organes durch innere Correlationen die Eigenrichtung eines entfernt stehenden Organes ebensogut modificirt werden, wie die geotropische etc. Reactionsfähigkeit.

3) Vgl. Bd. II, p. 562. Hier ist bereits erwähnt, dass Dutrochet irriger Weise die plagiotrope Richtung der Seitenwurzeln als Resultante der von der Hauptwurzel ausgehenden Richtkraft und des positiven Geotropismus ansah. — Es ist übrigens auch möglich, dass die soeben hervortretenden Seitenwurzeln etc. in einem geringeren Grade geotropisch sensibel sind.

auch mit der verticalstehenden Hauptwurzel, zumeist einen nach unten geöffneten, spitzen Winkel bilden[1]).

Dass vom lebenden und todten Substrate Richtwirkungen ausgehen, wurde zuerst von Dutrochet[2]) erkannt, und später von Sachs[3]) näher festgestellt. Nachdem ich dann beide Richtwirkungen in der 1. Auflage dieses Buches (1881, Bd. II, p. 286) conform der obigen Darstellung aufgefasst und insbesondere die Eigenrichtung als den Erfolg des allgemeinen selbstregulatorischen Waltens angesprochen hatte, wurden von verschiedenen Forschern (vgl. II, p. 596) weitere Belege für die Ausgleichung von Krümmungen durch die autotropistische Wirkung beigebracht. Aus dem Mitgetheilten ist ohne weiteres zu ersehen, dass schon die Substratrichtung eine complexe Resultante sein kann, dass wir aber den Complex von Factoren, durch welche die Eigenrichtung (der Autotropismus) bedingt und regulirt ist, ebensowenig zu präcisiren vermögen, wie das gesammte formative und directive Walten und Gestalten (II, Kap. VII). Wir können desshalb nicht näher die Ursachen angeben, durch welche nach einer Einkrümmung die rückregulatorische Thätigkeit veranlasst wird. Denn die maassgebenden Factoren sind keineswegs dadurch bestimmt, dass erfahrungsgemäss Spannungsverhältnisse und Spannungsdifferenzen, die factisch durch die Einkrümmung geschaffen werden, die Wachsthumsthätigkeit beeinflussen[4]). Jedenfalls ist aber die Rückregulation der Erfolg einer Reizung, die in irgend einer Weise durch die Krümmung ausgelöst wird. Es ist also nicht daran zu denken, dass, wie Klercker will[5]), die Ausgleichung der Krümmung rein mechanisch, d. h. einfach dadurch zu Stande kommt, dass die beiden antagonistischen Flanken fortfahren, mit gleicher Schnelligkeit zu wachsen.

---

1) Vgl. II, p. 563; Sachs, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1874, Bd. 1, p. 596, 615.

2) Dutrochet, Recherch. anatom. et physiolog. 1824, p. 101. — Dutrochet nahm irriger Weise an, der Eigenwinkel sei stets ein rechter, und glaubte, wie auch späterhin van Tieghem (Bullet. d. l. soc. botan. de France 1876, Bd. 23, p. 56), die Substratrichtung durch die von dem Substrate ausgehende Massenattraction erklären zu können. Vgl. hierüber Sachs, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 224.

3) Sachs, Arbeit d. botan. Instituts in Würzburg 1874, Bd. 1, p. 598; 1879, Bd. 2, p. 217.

4) Wie an anderer Stelle (vgl. Bd. II, Kap. VII) betont wurde, beruht alles (autogene) selbstregulatorische Wachsen und Lenken darauf, dass durch eine (selbstthätig oder auf andere Weise) geschaffene Veränderung und Störung des bisherigen Gleichgewichtszustandes Gegenreactionen erweckt und neue Constellationen geschaffen werden, durch welche die formative und directive, überhaupt die gesammte autogene Wachsthums- und Bewegungsthätigkeit in bestimmter und gesetzmässiger Weise gelenkt wird. Dass es sich hierbei um sehr verwickelte Verhältnisse handelt, ist wiederholt und auch in Bd. II, § 51 betont, in dem ganz allgemein auf einige der mitwirkenden Factoren und Combinationen hingewiesen wurde. [Unter diesen Factoren sind auch die Spannungsverhältnisse und Spannungsänderungen der Gewebe, der Plasmahaut etc. berücksichtigt, die neuerdings Noll (Biologisches Centralbl. 1903, Bd. 23, p. 403) in einseitiger Weise und gewiss mit Unrecht als die Factoren anspricht, durch welche so ziemlich allein die automorphotische Ausgestaltung (Noll's Morphästhesie) dirigirt werde.]

5) Eine Widerlegung dieser Ansicht bei Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 320.

Abschnitt III.

Die tropistischen Reizbedingungen und Reizprocesse.

§ 120. Beispiele für die räumliche Trennung von Perception und Action.

Bei den folgenden Betrachtungen wird nicht nur die genaue Bekanntschaft mit den beiden ersten Abschnitten dieses Kapitels, sondern auch die mit den allgemeinen Erörterungen über Reizbarkeit und Reizprocesse (Bd. II, Kap. XI u. Bd. I, § 3) vorausgesetzt, in welchen ohnehin vielfach tropistische Reactionen zur Erläuterung benutzt wurden. In diesen Erörterungen wurde auch die hohe Bedeutung hervorgehoben, welche für das Verständniss und die nähere Zergliederung der Reizprocesse diejenigen Fälle haben, in welchen Perceptions- und Actionszone räumlich getrennt liegen. Eine solche Separation ist freilich bei den tropistischen Vorgängen nicht die Regel, vielmehr tritt, abgesehen von gewissen Ausnahmen, die Reaction an dem gereizten Punkte ein und bleibt zumeist annähernd auf diesen beschränkt, weil in den meisten Fällen die tropistische Reizung nur auf eine geringe Distanz fortgeleitet wird[1]. Diese Erfahrungen, mit denen auch zusammenhängt, dass in der Regel abgeschnittene Organe, sowie Theilstücke von Stengeln, Blätter etc. tropistisch reagiren, machen es begreiflich, dass die typischen tropistischen Reizleitungen (Fernreizungen) lange übersehen und erst durch Darwin[2]) bekannt wurden.

In allen diesen tropistischen Fernwirkungen handelt es sich um einen verbindenden, ductorischen Process, durch welchen eine Krümmungsbewegung so ausgelöst und dirigirt wird, dass ihre Richtung in bestimmter Beziehung zur Angriffsrichtung des Reizes steht. Das ist ebenso der Fall, wenn die Actionszone gar nicht perceptionsfähig (direct reizbar) ist, also nur durch Fernwirkung (indirecte Reizung) eine Auslösung erfährt, wie auch dann, wenn sich die Krümmungsreaction von einer localisirten Reizung aus mehr oder weniger weit auf die anstossenden Partien fortpflanzt, die ebenfalls actionsfähig und

1) Vgl. z. B. Fr. Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 263; 1898, Bd. 32, p. 248; Kohl, Mechanik der Reizkrümmungen 1894; sowie die übrige, auf Tropismen bezügliche Literatur.

2) Ch. Darwin, Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881. — Nachdem ich (Pflanzenphysiol. 1881, Bd. 2, p. 327) die hohe physiologische Bedeutung dieser Verhältnisse hervorgehoben hatte, wurde insbesondere die Localisirung und Separirung der geotropischen Perception in der Wurzelspitze lebhaft bestritten (vgl. die Lit. bei Rothert, Flora, Ergzbd. 1894, p. 179; Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 244). Wenn auch die diesbezüglichen Experimente Darwin's nicht ganz einwandfrei waren, so wurde doch weiterhin durch Czapek die Richtigkeit von Darwin's Auffassung erwiesen. Unsere Kenntnisse über die Localisirung der phototropischen Sensibilität wurde von Rothert (Cohn's Beiträge zur Biologie 1896, Bd. 7, p. 3) wesentlich präcisirt und erweitert. Ueber den Hydrotropismus vgl. Bd. II, p. 586; über den Traumatropismus II, p. 588. — Ueber Reizverkettungen im Allgemeinen vgl. auch diesen Bd. II, § 45 und 46.

perceptionsfähig sind. Büsst eine Zone eines derart befähigten Organes, z. B. mit dem Stillstand des Wachsthums, die Actionsfähigkeit ein, so ist dieser Theil natürlich nicht mehr zu einer Krümmungsreaction zu bringen, auch wenn er die tropistische Reizung zu percipiren und auf die anstossenden, krümmungsfähigen Partien zu transmittiren vermag. Schwindet aber in der krümmungsthätigen Partie die Perceptionsfähigkeit, so ist ebenfalls eine räumliche Trennung von Perception und Action erzielt. Das ist z. B. der Fall bei der Wurzel, deren Spitze den geotropischen Reiz percipirt, durch den die selbst nicht perceptionsfähige Streckungszone veranlasst wird, die geotropische Krümmung auszuführen. In diesem Falle geht also die Perceptionsfähigkeit der Urmeristemzellen mit der Gewebedifferencirung verloren. Jedoch werden wir auch noch Beispiele dafür kennen lernen, dass eine bestimmte Sensibilität erst mit der Gewebedifferencirung gewonnen wird, also dem Urmeristem abgeht.

Es bedarf keiner besonderen Erörterungen, dass diese und andere Arbeitstheilungen auch unvollständig sein können, dass z. B. in einem überall sensibeln Organe die eine Zone in Bezug auf die Perceptions-, die andere in Bezug auf die Actionsfähigkeit bevorzugt sein kann, dass ferner je nach Umständen die directe und die indirecte tropistische Reizung in verschiedener Weise zusammengreifen und zusammenwirken kann. Auch sei hier kurz bemerkt, dass wir nur die nachweisbaren tropistischen Reizungen und Reiztransmissionen im Auge haben, zu denen natürlich nicht Veränderungen der Reactionsfähigkeit gehören, die in irgend einer Weise direct oder indirect veranlasst werden und zu Stande kommen (vgl. II, § 121, 122).

Fig. 69. Keimpflanzen von Panicum miliaceum. *A* ist noch ungereizt, *B* zeigt die nach kürzerer, *C* die nach etwas längerer Zeit eingetretene heliotropische Krümmung. *c* Cotyledon, *h* hypocotyles Glied.

Sehr lehrreich ist die heliotropische Reaction der Gramineenkeimlinge[1]). Unter diesen ist bei Setaria viridis, Panicum miliaceum und einigen anderen Paniceen nur der Cotyledon perceptionsfähig, während die ansehnliche heliotropische Krümmung in dem nicht direct reizbaren Hypocotyl ausgeführt wird (Fig. 69), dem bei Sorghum vulgare eine geringe phototropische Perceptionsfähigkeit zukommt[2]). Eine derartige schwache Sensibilität besitzt ferner der subapicale Theil des Cotyledons von Avena sativa, der bei dieser Pflanze die heliotropische Krümmung ausführt, die der Hauptsache nach durch die hohe phototropische Sensibilität veranlasst wird, welche die Spitze des Cotyledons auch nach dem Auswachsen bewahrt. Bei Keimlingen ist übrigens öfters der apicale Theil des Hypocotyls (bei vielen Cruciferen) oder Epicotyls (bei Vicia sativa) in etwas bevorzugter Weise empfindlich. Jedoch findet

1) Das hier Gesagte stützt sich auf die citirten Studien Rothert's.

2) Ich benutze mit Rothert die Bezeichnungen Cotyledon, ohne damit eine bestimmte Ansicht über die noch umstrittene morphologische Deutung dieser Organe aussprechen zu wollen. Vgl. hierüber Goebel, Organographie 1898, p. 602, wo zu ersehen ist, dass man für Cotyledon auch die Bezeichnung Coleoptile oder Cotyledonarscheide, für Hypocotyl aber Mesocotyl anwenden kann.

sich bei anderen Keimlingen (Tropaeolum, Solanum, Coriandrum etc.), wie auch bei sehr vielen anderen Pflanzenorganen, eine annähernd gleiche Vertheilung der heliotropischen Sensibilität.

Die eben erwähnten Fälle von localisirter Perceptionsfähigkeit sind zugleich schöne Beispiele für die Fortleitung des heliotropischen Reizes. Eine ausgezeichnete Reizleitung findet aber auch, ohne dass Perceptions- und Actionszone getrennt sind, in dem Blüthenstiel von Brodiaea congesta (Liliacee) statt, in welchem sich der phototropische Reiz von einer (localisirt) beleuchteten Stelle aus in 3 Stunden bis auf eine Entfernung von $6^1/_2$ cm ausbreitet. Etwas geringer, aber immer noch ansehnlich, fällt die heliotropische Reizleitung, die bei den meisten Pflanzenorganen zurückzutreten scheint, im Stengel von Linum usitatissimum und Coleus aus. Ansehnlich ist ausserdem die Reizleitung in dem Stengel von Galium purpureum, der zugleich ein Beispiel dafür ist, dass die Fähigkeit zur Perception und Fortleitung des heliotropischen Reizes bei dem Erlöschen der Actionsfähigkeit erhalten bleiben kann. Denn das ergiebt sich daraus, dass der basale Theil der Internodien, der länger wachsthumsthätig und actionsfähig bleibt, durch die einseitige Beleuchtung des apicalen Theiles zu einer heliotropischen Krümmung auch dann veranlasst wird, wenn die apicale Region nicht mehr wachsthums- und krümmungsfähig ist[1]).

Ferner ist bekannt, dass die Perception des geotropischen Reizes auf die Wurzelspitze beschränkt ist, von der aus also die geotropische Reaction in der direct nicht reizbaren Streckungszone angeregt wird[2]). In gleichem Sinne functionirt die Wurzelspitze bei der hydrotropischen (II, p. 605), vielleicht auch bei der negativ galvanotropischen (II, p. 594) und der heliotropischen[3]) Reizung als percipirendes Organ. Ebenso wird die traumatropische Krümmungsbewegung von der Wurzelspitze aus dirigirt (II, p. 590). Es ist aber selbstverständlich, dass die tropistische Sensibilität nicht in allen Fällen auf die Wurzelspitze beschränkt sein muss. Thatsächlich scheint der thermotropische (II, p. 580), aerotropische (II, p. 586), rheotropische (II, p. 589) und thigmotropische (II, p. 558) Reiz auch oder sogar allein in der krümmungsthätigen Region percipirt zu werden. Uebrigens konnte man nicht voraussagen, dass, wie es das Experiment erwiesen hat, bei den Gramineen dem Cotyledon, bezw. der Spitze dieses, nicht nur eine bevorzugte Sensibilität für den heliotropischen, sondern auch für den geotropischen (II, p. 605) Reiz zukommt. Diese Perceptionsfähigkeit ist in dem wachsenden und ausgewachsenen Cotyledon vorhanden, während in der Wurzel, wie schon (II, p. 600) bemerkt wurde, die geotropische Sensibilität mit dem Uebergang des Urmeristems in Streckungsgewebe verloren geht.

---

1) Rothert, l. c. p. 139. — Ueber die rheotropische Sensibilität der eben ausgewachsenen Wurzelpartie siehe Bd. II, p. 589.

2) Vgl. Bd. II, p. 604. — Uebrigens vermag auch die Wurzelspitze eine gewisse geotropische Krümmung auszuführen. Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 25, p. 361.

3) Rothert (l. c. p. 140; Flora 1894, Ergzbd. p. 207) kam zu keinem sicheren Resultate. Auch durch die Versuche Darwin's (l. c. p. 413) und Kohl's (Die Mechanik d. Reizkrümmungen 1894, p. 26) ist die heliotropische Sensibilität der Wurzelspitze nicht sichergestellt.

Beachtet man, dass die tropistischen Reactionen darauf berechnet sind, die einzelnen Organe einer Pflanze in die den besonderen Functionen entsprechende, also in eine verschiedene Lage zu bringen, so ist es klar, dass nicht nur die Sensibilität der einzelnen Organe specifisch sein, sondern dass auch die Ausbreitung der tropistischen Reizung eingeschränkt sein muss, damit nicht etwa die heliotropische oder eine andere tropistische Reizung des Stengels eine unzweckmässige Krümmungsbewegung der Wurzel u. s. w. veranlasst. Desshalb, und weil im allgemeinen der Zweck der tropistischen Bewegungen erreichbar ist, wenn Perceptions- und Actionszone räumlich zusammenfallen, ist es zu verstehen, dass ein solches Zusammenfallen die Regel ist, und dass die Befähigung zur Transmission der tropistischen Reizungen gewöhnlich zurücktritt oder nur innerhalb enger Grenzen ausgebildet ist[1]). Uebrigens mag die bevorzugte heliotropische Sensibilität der apicalen Teile verschiedener Keimpflanzen einen gewissen Vortheil gewähren, weil hierdurch sogleich mit dem Hervortreten aus dem Boden die Wendung nach dem Lichte beginnt, und zu diesem Zwecke, vermöge der ductorischen Verkettung, auch die noch im Boden steckenden und dem directen Lichtreiz entzogenen Theile nutzbar gemacht werden. Auch erscheint es zweckentsprechend, dass von der im Boden vordringenden Wurzelspitze die Directiven ausgehen, durch welche dieselbe und mit ihr der Neuzuwachs in die geotropische u. s. w. Gleichgewichtslage gebracht werden (vgl. II, § 131). Da aber z. B. die Keimstengel mit gleichmässiger Vertheilung der heliotropischen etc. Sensibilität zeigen, dass auch unter diesen Umständen die zweckentsprechende Orientirung zu erreichen ist, so darf man in den besagten Fällen die Bedeutung der Separation und Localisation bestimmter tropistischer Sensibilitäten nicht überschätzen. Ohnehin ist es nicht zulässig, in diesen Fragen bestimmte Schlüsse allein auf Grund teleologischer Erwägungen zu ziehen, nach denen es z. B. zunächst besonders zweckentsprechend erscheinen mag, wenn der Blattstiel durch die directive Wirkung der Lamina veranlasst wird, diese in die phototropische Lichtlage zu führen. Dessenungeachtet scheint die heliotropische Sensibilität in keinem Falle auf die Lamina beschränkt zu sein, deren Orientirung wahrscheinlich immer durch das Zusammengreifen verschiedener Processe und Reactionen bewirkt wird (II, § 132).

Fassen wir aber nicht, wie bisher, makroskopische, sondern kleinere Distanzen in das Auge, so sind auch tropistische Reizübermittelungen in jedem Organe zu erwarten. Denn voraussichtlich sind nicht alle Zellen in gleicher Weise perceptionsfähig, und ferner muss durch correlative (irritatorische und mechanische) Wechselwirkungen dafür gesorgt werden, dass in den einzelnen Gewebeschichten die der Einkrümmung entsprechende Wachsthumsthätigkeit zu Stande kommt (II, § 129). In Bezug auf die Ranken ist es ohne weiteres klar, dass von der zunächst durch die Berührung gereizten Epidermis eine Reizfortpflanzung ausgeht, welche eine ansehnliche Wachsthumssteigerung in der gegenüberliegenden Flanke auslöst, die bei den dorsiventralen Ranken nicht direct reizbar ist (II, § 89). Dass aber auch bei anderen tropistischen Reizungen

---

1) Aus II, § 45 und 46 ist zu ersehen, dass auch anderweitige Reizverkettungen, je nach Zielen und Zwecken, localisirt bleiben oder sich bis in die fernsten Organe ausbreiten.

bestimmte Zellen oder Gewebe in bevorzugter Weise perceptionsfähig sind, werden wir weiterhin sehen (II, § 129).

Ferner zeigen z. B. Mucor, Caulerpa etc., dass mit der functionellen Arbeitstheilung die Glieder einer Zelle mit verschiedener tropistischer Reizbarkeit ausgestattet sind und sein müssen (vgl. z. B. II, p. 565, 576). Die Versuche Steyer's[1]) beweisen zudem, dass bei Phycomyces die heliotropische Sensibilität auf die wachsthumsthätige Spitze des Sporangiumträgers beschränkt ist. Demgemäss löst eine localisirte einseitige Beleuchtung unterhalb der Wachsthumszone keine heliotropische Reaction aus, weil der Protoplast in dieser Zone entweder nicht befähigt ist, den heliotropischen Reiz zu percipiren, oder durch den percipirten Reiz einen directiven Einfluss auf die actionsfähige Spitze auszuüben. Uebrigens ist ein jeder Protoplast ein gegliederter Organismus, dessen Organe sicherlich in verschiedener Weise reizbar und perceptionsfähig sind (vgl. II, p. 366; § 140).

Am einfachsten und sichersten lässt sich die **Vertheilung der heliotropischen Sensibilität,** also auch die Fortleitung des heliotropischen Reizes, ermitteln, weil man die einseitige Beleuchtung durch entsprechende Abhaltung oder Zuführung des Lichtes beliebig localisiren kann. So wird, wie Darwin (l. c.) und Rothert (l. c.) zeigten, in dem Keimling von Panicum etc. (II, p. 600) durch die einseitige Beleuchtung keine Krümmungsreaction ausgelöst, wenn der Cotyledon mit Stanniol umhüllt ist, während die heliotropische Krümmung des Hypocotyls in vollem Maasse eintritt, wenn dieses verdunkelt oder allseitig gleich stark beleuchtet, der Cotyledon aber einseitig beleuchtet ist. Alle diese Experimente lassen sich ausführen, ohne dass die Pflanze verletzt oder in abnorme Bedingungen gebracht wird. Zudem hat Rothert constatirt, dass durch die Umhüllung mit Stanniol etc. die normale Reactionsfähigkeit der Pflanzen nicht alterirt wird. — Ueber die bei Phycomyces angewandte Methode vgl. Steyer, l. c. p. 6.

Bei den Blättern bestehen augenscheinlich specifische Differenzen. Speciell bei dem Blatte von Malva verticillata wird nach Vöchting[2]) bei alleiniger Beleuchtung der Lamina ein directiver Reiz zu dem verdunkelten Blattstiel transmittirt, durch welchen der obere, gelenkartige Theil desselben veranlasst wird, so zu arbeiten, dass die Lamina in die diaphototrope Stellung geführt wird. Da aber auch der Blattstiel heliotropisch reagirt, so wird in ihm unter normalen Verhältnissen die directe und die indirecte heliotropische Reizung zusammenwirken. Ferner wird nach Czapek[3]) durch die Verdunklung der Blattlamina von Cornus sanguinea, Linaria cymbalaria, Viola odorata etc. die Befähigung zu einer phototropischen Orientirungsbewegung aufgehoben. Dagegen vermochten Rothert[4]) bei Tropaeolum minus, Krabbe[5]) bei Fuchsia und Phaseolus eine phototropische Direction des Blattstieles (bezw. des Blattgelenkes von Phaseolus) durch die Lamina nicht nachzuweisen. Uebrigens sind die Factoren, die unter normalen und abnormen Bedingungen bei den tropistischen Orientirungsbewegungen der Blätter betheiligt sind, noch nicht genügend aufgehellt (vgl. II, § 132). So ist es auch noch fraglich ob, wie es nach Czapek (l. c. p. 274) scheint, in gewissen Fällen eine

---

1) K. Steyer, Reizkrümmungen bei Phycomyces 1901, p. 6.

2) Vöchting, Bot. Zeit. 1888, p. 519.

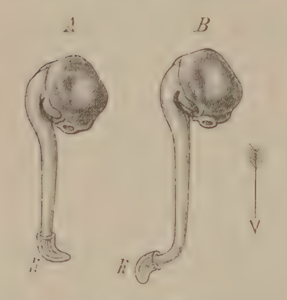
3) Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 274. Der Gegenstand bedarf näherer Untersuchung.

4) Rothert, Cohn's Beiträge z. Biologie 1896, Bd. 7, p. 121.

5) Krabbe, Jahrb. f. wiss. Bot. 1889, Bd. 20, p. 256.

geotropische Reizung in der Lamina percipirt und von dieser aus zu dem Blattstiel transmittirt wird. — Ueber Blüthen vgl. Bd. II, § 132.

Die Beschränkung der Perception des geotropischen Reizes auf die Wurzelspitze wurde von Darwin[1]) auf Grund der Thatsachen angenommen, dass die decapitirte Wurzel nicht reagirt, während eine Krümmungsbewegung erfolgt, wenn die Decapitation nach zuvoriger geotropischer Induction (II, § 123) vorgenommen wird. Sind diese Argumente auch nicht streng beweisend, weil die geotropische Sensibilität durch die Verwundung für einige Zeit aufgehoben wird (II, § 121), so wurde doch die Ansicht Darwin's zum guten Theil mit Unrecht angefochten (vgl. II, p. 599, Anm. 2). Thatsächlich hatte Darwin das Richtige getroffen, wie von Czapek[2]) erwiesen wurde. Dieser liess die Wurzelspitze in ein gebogenes Glaskäppchen wachsen (vgl. Fig. 70 bei *k*) und erreichte auf diese Weise, dass der apicale Spitzentheil dauernd rechtwinkelig gegen die subapicale Region gerichtet blieb, während durch die Wachsthumsthätigkeit (vgl. II, p. 9) einmal das Glaskäppchen im Raume fortrückte, und zugleich ein jedes der von dem Urmeristem geschaffenen Zuwachselemente nach einer gewissen Fortbildung aus dem Glaskäppchen herausgeschoben wurde. Wird nun das bis dahin an die horizontale Achse des Klinostaten befestigte Object so aufgestellt, dass die Wurzelspitze vertical abwärts, die übrige Wurzel aber horizontal gerichtet ist, so erfolgt keine Krümmung. Bei jeder anderen Aufstellung wird aber in der Streckungs-



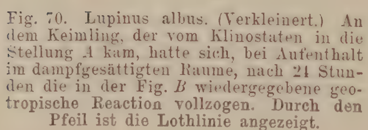


Fig. 70. Lupinus albus. (Verkleinert.) An dem Keimling, der vom Klinostaten in die Stellung *A* kam, hatte sich, bei Aufenthalt im dampfgesättigten Raume, nach 24 Stunden die in der Fig. *B* wiedergegebene geotropische Reaction vollzogen. Durch den Pfeil ist die Lothlinie angezeigt.

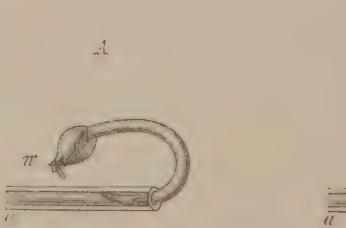


Fig. 71. Setaria italica. Nachdem die Wurzeln bis auf Rudimente (*w*) abgeschnitten waren, wurde der Cotyledon in das Glasröhrchen *a* geschoben, und der Keimling in horizontale Lage gebracht. Bei *A* ist also im Hypocotyl eine Krümmung von ca. 180 Grad ausgeführt, die bei *B* noch weiter fortgeschritten ist, so dass eine Schlinge entstand. Vergr. 2/1.

zone (II, p. 9 u. § 128) eine Krümmungsbewegung ausgelöst, die so lange anhält, bis die Wurzelspitze in die verticale Gleichgewichtsstellung gebracht ist. Diese Krümmung fällt also wie in *B* Fig. 70 aus, wenn die Wurzel vom Klinostaten in die durch *A* gekennzeichnete Stellung gebracht wird. Aus der Thatsache, dass keine Krümmung erfolgt, wenn die Wurzelspitze vertical, die Streckungszone horizontal gerichtet ist, ergiebt sich zugleich, dass die Streckungszone (Actionszone) nicht befähigt ist, den geotropischen Reiz zu percipiren.

Damit die Versuche gelingen, muss dafür gesorgt sein, dass die Wurzel leicht in der angewandten Glaskappe gleitet, dass also nicht durch Einklemmen etc. Wachsthumsstörungen u. s. w. eintreten, die offenbar die Ursache waren,

1) Ch. Darwin, Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 448.

2) Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 243. In gleicher Weise verhalten sich die Nebenwurzeln, l. c. p. 263.

dass Wachtel[1]) zu keinem Resultate gelangte. Die richtig durchgeführten, gelungenen Versuche sind aber völlig beweisend, da an den intacten und gut wachsenden Wurzeln die Krümmungsreactionen nachweislich nur bei der besagten Angriffsrichtung der Schwerkraft ausgelöst werden. Uebrigens hat Czapek (l. c. p. 336) später dargethan, dass sich ebenso diejenigen Wurzeln verhalten, welche nach der Entfernung des Glaskäppchens zunächst noch die ihnen aufgedrängte, gekrümmte Form beibehalten.

Ausserdem ergiebt sich die bevorzugte geotropische Sensibilität der Wurzelspitze daraus, dass sich die Actionszone nicht nur bis zur Verticalstellung, sondern über diese hinaus krümmt, wenn die Spitze durch Einführung in ein Röhrchen in horizontaler Lage erhalten wird und desshalb dauernd der geotropischen Reizung ausgesetzt ist[2]). Diese Methode hat Fr. Darwin[3]) zuerst benutzt, um nachzuweisen, dass bei den Keimlingen der Paniceen der Cotyledon nicht nur den heliotropischen sondern auch den geotropischen Reiz percipirt (Fig. 71). Auf diese Weise ist natürlich nicht ermittelbar, ob die krümmungsthätige Region gar nicht perceptionsfähig ist. Auch ist zu beachten, dass vielleicht abnorme Reactionsverhältnisse daraus entspringen, dass es der Pflanze nicht gelingt, die sensible Region in die normale Gleichgewichtslage zu bringen[4]).

Auch für den **Hydrotropismus** wurde durch Darwin's[5]) Versuche nicht streng erwiesen, dass der hydrotropische Reiz in der Wurzelspitze percipirt wird. Dieses ergiebt sich aber daraus, dass nach Molisch[6]) die hydrotropische Reizung auch dann erfolgt, wenn die Wurzel bis auf die Spitze mit nassem Seidenpapier umhüllt ist. Da ausserdem nach meinen Erfahrungen[7]) die Reizreaction ausbleibt, wenn nur die Wurzelspitze mit nassem Seidenpapier umkleidet, die übrige Wurzel aber frei ist, so folgt, dass die hydrotropische Perceptionsfähigkeit allein in der Wurzelspitze ausgebildet ist.

Wie in dem Cotyledon der Gramineen die heliotropische und geotropische Sensibilität nicht gleichmässig vertheilt sind, so wird vermuthlich in der Wurzelspitze die geotropische Sensibilität mit der fortschreitenden Gewebedifferenzirung allmählich abnehmen (vgl. II, p. 600). Mit dieser Annahme stehen im Einklang die Versuche von Czapek[8]), nach denen bei den Wurzeln von Lupinus, Faba etc. die Länge des geotropisch sensibeln Spitzentheils ca. 1,5 mm beträgt. Denn wenn mit Hilfe eines Glaskäppchens eine kürzere Zone senkrecht abgelenkt und dann in eine verticale Lage gebracht wird (vgl. Fig. 70), so erfolgt noch eine geotropische Krümmung, weil noch eine Partie des sensibeln Spitzentheils in hori-

---

1) Vgl. Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 312, u. das Referat von Wachtel's Arbeit in Bot. Ztg. 1899, p. 227. [E. Richter, Zur Frage nach der Function der Wurzelspitze 1902, kam mit der Käppchenmethode zu keinem Resultate.]

2) Fr. Darwin, Proceedings of the Cambridge Philosoph. Society 1901, Bd. 11, p. 133. [Linnean Soc. Journal 1902, Bd. 35, p. 266.]

3) Fr. Darwin, Annals of Botany 1899, Bd. 13, p. 568. — Die bevorzugte geotropische Sensibilität der Spitze des Cotyledons war bereits wahrscheinlich gemacht durch Beobachtungen Rothert's (Cohn's Beiträge z. Biologie 1896, Bd. 7, p. 189) und Czapek's (Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 254). [J. Massart, Sur l'irritabilité d. plantes superieures 1902, hat mit dieser Methode Wurzeln und Sprosse geprüft.]

4) Vgl. Miehe, Jahrb. f. wiss. Bot. 1902, Bd. 37, p. 590, u. dieses Buch II, § 121.

5) Ch. Darwin, Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 154. Vgl. Rothert, Flora 1894, Ergzbd. p. 208.

6) H. Molisch, Sitzungsber. d. Wien. Acad. 1883, Bd. 88, Abth. 1, p. 897.

7) Vgl. Rothert, l. c. p. 212; Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 316.

8) Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 262; Bericht. d. botan. Gesellsch. 1901, Generalvers. p. (117).

zontale Lage kommt. Somit kann die geotropische Perceptionsfähigkeit nicht auf die äusserste Spitze des Vegetationspunktes oder auf die Calyptrogenschicht u. s. w. beschränkt sein[1]). Ob gerade diese oder andere Zellen in bevorzugtem Grade sensibel sind, ist aus dem Verhalten nach operativen Eingriffen nicht leicht zu entscheiden, da durch die Verwundung und den hergestellten Defect verwickelte Reactionen und Verhältnisse geschaffen werden, durch welche auch die tropistischen Reizvorgänge direct oder indirect, sowie transitorisch oder permanent modificirt werden können (vgl. II, § 38, 121).

So hat Rothert[2]) gezeigt, dass bei den Gramineen (Paniceen, Avena etc.) durch das Abschneiden der Spitze des sensibeln Cotyledons die heliotropische und geotropische Reizbarkeit für einige Stunden gänzlich aufgehoben wird. Gleichzeitig wird eine Verlangsamung der Zuwachsbewegung hervorgerufen (vgl. II, p. 158), die indess nicht hindert, dass eine schon activirte Krümmungsbewegung fortgeführt und eine bereits inducirte Reizung activirt wird. Analog verhalten sich die Wurzeln, bei denen auch schon longitudinale, sowie transversale Einschnitte oder Einstiche (obgleich das percipirende Organ nicht entfernt wird) eine mehrstündige bis zweitägige Sistirung der geotropischen Sensibilität veranlassen[3]). Da aber durch die Verwundung zugleich eine energische Regenerationsthätigkeit erweckt wird, so ist es schon desshalb schwer oder unmöglich, mit Hilfe von operativen Eingriffen die Betheiligung eines bestimmten Zellcomplexes an der Reizperception zu ermitteln. Die specifischen Eigenheiten der Organismen und der Umstand, dass die Verletzung bei den Cotyledonen der Gramineen ein ausgewachsenes oder doch ein differenzirtes Gewebe, bei den Wurzeln aber das Urmeristem trifft, machen es begreiflich, dass die Erfolge in beiden Fällen nicht ganz identisch ausfallen. Somit ist es auch nicht auffallend, dass die besprochene Sistirung der Sensibilität bei der Wurzel durch einen jeden Einschnitt, bei dem Cotyledon der Gramineen aber nach Rothert nur durch eine völlige Abtrennung eines Spitzentheils, also durch eine völlige Aufhebung der Continuität und der correlativen Beziehungen, verursacht wird.

In der traumatischen Sistirung der heliotropischen und geotropischen Sensibilität einerseits, und in der Verlangsamung der Zuwachsbewegung andererseits, treten uns zwei besondere Reactionen entgegen, die durch denselben äussern Eingriff hervorgerufen werden. Natürlich ist aber nur dann, wenn die Actionszone direct reizbar ist (bei Avena, vgl. Rothert l. c.), nachweisbar, dass die Processe, durch

1) Nach Czapek (Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd 32, p. 230; l. c. 1901, p. (119) dürfte das ganze Meristem und das anschliessende jugendliche Gewebe perceptionsfähig sein. Die Annahmen von Firtsch und von Němec über Localisation der Perception in der Wurzelhaube, oder in gewissem Theile dieser, basiren auf Experimenten, die nicht beweisend sind, sowie auf noch nicht sichergestellten Vorstellungen über den Vorgang der Reizauslösung (vgl. II. § 127). Vgl. die Lit. bei Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 230, und Ber. d. bot. Gesellsch. 1901, Generalvers. p. (117). Nach Wachtel (vgl. Czapek, l. c. 1901, p. 118) kehrt übrigens an geköpften Wurzeln die geotropische Reizbarkeit zurück, bevor das Meristem der Wurzelspitze regenerirt ist. Vgl. auch B. Němec, Jahrb. f. wiss. Bot. 1901, Bd. 36, p. 98, u. Fünfstück's Beiträge z. wissenschaftl. Botanik 1901, Bd. 4, p. 193. — Am Cotyledon der Gramineen verhindert nach Czapek (l. c. 1898, p. 255) das Abziehen der Epidermis die Perception des geotropischen Reizes nicht. — Ueber Traumatropismus vgl. II, p. 590. — Ueber die percipirenden Gewebe in Stengeln vgl. II, § 129.

2) Rothert, Cohn's Beiträge z. Biolog. 1896, Bd. 7, p. 191, 211.

3) Czapek, l. c. 1898, p. 202; l. c. 1901, p. (118); Němec, Jahrb. f. wiss. Botan. l. c. p. 97. — Es ist übrigens begreiflich, dass nach solchen Einschnitten die Perceptionsfähigkeit schneller wiederkehrt, als nach der völligen Entfernung der Wurzelspitze.

welche die Sistirung der Sensibilität bewirkt wird, ebensogut fortgeleitet werden, wie die Processe, welche die Retardirung des Wachsthums verursachen. Näheres über diese Processe ist, wie auch bei anderen analogen Vorgängen, nicht bekannt (vgl. II, § 77, 119). Jedoch muss bei Avena das Wegschneiden der Spitze des Cotyledons entweder zur Folge haben, dass die heliotropische Perceptionsfähigkeit ganz ausgeschaltet wird, oder dass die erweckten sensorischen Vorgänge nicht bis zur Auslösung der ductorischen Processe fortschreiten. Denn nach Rothert[1]) wird durch die Verwundung die Fortleitung des einmal ausgelösten ductorischen Processes nicht aufgehoben, wie sich daraus ergiebt, dass die heliotropische Nachwirkungskrümmung auch dann beginnt und fortschreitet, wenn die Decapitirung nach kurzer einseitiger Beleuchtung der Spitze des Cotyledons vorgenommen wird, also bevor die ductorischen Processe in vollem Maasse bis zur Actionszone fortgeleitet sind. Einen solchen Schluss gestatten die bisherigen Untersuchungen über die geotropische Nachwirkung in der Wurzel nicht, da diese erst nach einer längeren Induction verfolgt wurde[2]). Immer ist aber zu beachten, dass bei der correlativen Verkettung aller physiologischen Vorgänge (II, § 45) die verschiedenen traumatischen Reactionen einen mehr oder weniger weitgehenden Einfluss auf die schon inscenirten ductorischen Processe ausüben werden. So ist es vielleicht zu erklären, dass Czapek[3]) bei der Wurzel von Lupinus keine geotropische Nachwirkung fand. Auch ist es begreiflich, dass dann, wenn das Decapitiren nach kurzer Induction ausgeführt wird, die Intensität der bis dahin ausgelösten Leitprocesse nicht ausreicht, um im Zusammenwirken und im Conflict mit den anderweitigen, bestehenden und erweckten Bestrebungen eine geotropische etc. Nachwirkung zu erzielen[4]). Uebrigens ist die decapitirte Wurzel in der traumatischen Stimmung actions- und reactionsfähig und vermag augenscheinlich auch gewisse directe tropistische Reizungen (Rheotropismus etc., vgl. II, p. 589) zu percipiren.

Reizleitung. Unter Bezugnahme auf frühere Betrachtungen (II, § 53, 95) genügt es hier, noch einige Erfahrungen über die Fortleitung der tropistischen Reize mitzutheilen. Durch diese Fortleitung, die sich in allen bekannten Fällen auf eine mässige Distanz erstreckt (II, p. 599), wird bei den Paniceen die Reizung von dem Cotyledon auf das Hypocotyl, also auf ein anderes Organ, übermittelt. Dasselbe würde der Fall sein, wenn, wie es Copeland[5]) wahrscheinlich zu machen sucht, die positiv geotropische Krümmung gewisser Hypocotyle und Samenlappen durch ductorische Processe veranlasst wird, welche von der percipirenden Wurzelspitze ausgehen.

---

1) Rothert, l. c. p. 200.

2) Ch. Darwin, l. c. p. 466, decapitirte, nachdem die Wurzeln 1—1½ Stunden horizontal gehalten worden waren. — Warum durch diese Nachwirkungen nicht die Localisirung der Reizperception auf die Wurzelspitze erwiesen wird, ist z. B. bei Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 252 erörtert. — Ueber die Nachwirkung bei kürzerer Inductionszeit vgl. Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 219.

3) Czapek, l. c. 1895, p. 252.

4) Aus derartigen Verhältnissen erklären sich auch die Resultate, welche B. Němec (Fünfstück's Beiträge z. wiss. Bot. 1901, Bd. 4, p. 186) bei traumatischer Beeinflussung der zuvor geotropisch inducirten Wurzeln erhielt. Thatsächlich ist durch diese Untersuchungen von Němec in keiner Weise präcisirt, ob in der traumatischen Stimmung der Wurzel die geotropische Reizbarkeit ganz ausgeschaltet ist, oder ob die sensorischen Processe bis zu einem gewissen Grade ausgelöst werden.

5) E. B. Copeland, Botanical Gazette 1901, Bd. 31, p. 410. Vgl. diesen Bd. II, p. 565.

Die tropistischen Reizungen werden, wie die meisten Reize in der Pflanze, nur langsam fortgeleitet. So rückt unter günstigen Bedingungen der heliotropische Reiz bei Avena, Brodiaea in 5 Min. etwa 1—2 mm[1]), der von der Wurzelspitze ausgehende geotropische Reiz in 5 Min. etwa 1 mm fort[2]). Bei sensibeln Ranken muss sich der Reiz aber in 5 Min. mindestens um 18 mm fortpflanzen, wie sich aus der zeitlichen Differenz zwischen der Application des Contactreizes und dem Beginn der Wachsthumsbeschleunigung in der antagonistischen Flanke (bezw. der hierdurch bewirkten Krümmungsreaction) entnehmen lässt[3]). Vermuthlich wird sich die tropistische Reizung, da wo es angeht, nicht nur einseitig ausbreiten. Doch scheint nach Rothert (l. c. p. 62) in dem Cotyledon von Avena der heliotropische Reiz wesentlich nur in basipetaler Richtung fortgeleitet zu werden.

Da der Cotyledon von Avena nur zwei nicht communicirende Leitstränge enthält, so ist es leicht, durch zwei geeignete Einschnitte die Continuität der Gefässbündel zu unterbrechen und darzuthun, dass der heliotropische Reiz ohne Mithilfe der Gefässbündel, also im Grundgewebe, geleitet wird[4]). Ferner ist in der Wurzel das Rindengewebe zur Uebermittlung der geotropischen[5]), sowie der traumatropischen[6]) Reizung befähigt, da diese Krümmungen in der Actionszone auch dann eintreten, wenn zwischen dieser und der Wurzelspitze ein Einschnitt so angebracht ist, dass die lebendige Continuität nur noch durch einen Rindenstreif unterhalten wird. Natürlich müssen nicht überall gleiche Verhältnisse bestehen (vgl. II, § 95). So erlischt z. B. bei Tradescantia fluminensis die geotropische Reactionsfähigkeit des Stengelknotens, wenn zwischen diesem und dem nächst jüngeren Knoten die Continuität der Gefässbündel aufgehoben wird[7]). Ohnehin dürften diejenigen Reizverkettungen, welche durch den Stoffverkehr regulirt werden (II, § 45), ebenso wie dieser, in erster Linie mit Hilfe der Leitbahnen hergestellt und erhalten werden.

Beachtenswerth ist, dass der geotropische[8]), sowie der traumatropische[9]) Reiz in der Actionszone auch dann eine normal gerichtete Krümmungsbewegung auslösen, wenn unterhalb der percipirenden Wurzelspitze an zwei gegenüberliegenden Flanken, in etwas verschiedener Höhe, je ein transversaler, bis über die Mitte gehender Einschnitt angebracht ist. Hieraus ergiebt sich nämlich, dass zur Erzielung der bestimmten directiven Wirkung der Reiz von der Wurzelspitze aus nicht geradlinig verlaufen muss. Wie die Direction erzielt wird, ist freilich in diesem Falle ebenso unbekannt, wie z. B. in Bezug auf die formative Thätigkeit,

---

1) Rothert, l. c. p. 137, 209. Vgl. diesen Bd. II, p. 601.

2) Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 219.

3) H. Fitting, Jahrb. f. wiss. Bot. 1903, Bd. 38, p. 610. Vgl. II, § 87, 88.

4) Rothert, l. c. p. 63, 209. Bei dieser Pflanze gilt nach Czapek (Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 255) Gleiches für den geotropischen Reiz. Damit ist nicht gesagt, dass in diesem und den folgenden Fällen dem Leitbündel die Fähigkeit zur Reizleitung abgehe.

5) Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 220.

6) J. B. Pollock, Botanic. Gazette 1900, Bd. 29, p. 24.

7) H. Miehe, Jahrb. f. wiss. Bot. 1902, Bd. 37, p. 527. Vgl. II, § 121.

8) Czapek, l. c. 1898, p. 220. Vgl. auch Němec (Jahrb. f. wiss. Bot. 1901, Bd. 36, p. 96). Němec giebt an anderer Stelle (Fünfstück's Beiträge z. wissenschaftl. Bot. 1901, Bd. 4, p. 207) an, dass nach dem Durchstechen der Actionszone der Wurzel die Reizreaction nur bis zu der verletzten Stelle fortschreite. Vgl. auch Němec, Die Reizleitung u. die reizleitenden Structuren 1901, p. 134.

9) Pollock, l. c. p. 24.

die ebenfalls in normalen und abnormen Verhältnissen durch correlative Nah- und Fernwirkungen in bestimmter Weise gelenkt wird.

Da nichts Näheres über die tropistischen Leitprocesse bekannt ist, so müssen wir einfach auf die allgemeinen Erörterungen in Bd. II, p. 226 verweisen. Mit Sicherheit darf man aber wohl annehmen, dass die directive Reizleitung auf die lebendige Continuität, also auf die Plasmaverbindungen, angewiesen ist. Damit stehen die Erfahrungen Czapek's[1]) im Einklang, nach denen die Schnelligkeit und Ausgiebigkeit der Reizleitung durch die Aussenbedingungen in ähnlicher Weise beeinflusst werden, wie die Perception und überhaupt die sensorischen Processe. Nach den oben erwähnten Erfahrungen über die Reizleitung bei Anbringung transversaler Einschnitte ist zu erwarten, dass die überall vorhandenen Plasmaverbindungen[2]) nicht derart vertheilt sind, dass durch ihre Anordnung ein für allemal eine ganz bestimmte (z. B. eine geradlinige) Leitbahn gesichert ist. Die Plasmafibrillen, die Němec[3]) auch als die Leitbahnen für die Transmission tropistischer Reize ansprach, können höchstens in dem früher (II, p. 228) angedeuteten Sinne die Reizfortpflanzung in einer bestimmten Richtung beschleunigen. Die entscheidenden Leitbahnen können aber diese Plasmafibrillen schon desshalb nicht sein, weil sie in jeder einzelnen Zelle separirt sind, also kein zusammenhängendes lebendiges Leitsystem bilden. Zudem sind diese ansehnlichen Fibrillen offenbar nur temporäre Differenzirungen, die, soweit sich beurtheilen lässt, nicht überall da vorhanden sind oder sein müssen, wo Reizleitung stattfindet[4]). In der Zunahme reducirender Stoffe etc., welche nach Czapek[5]) in der geotropisch gereizten Wurzelspitze eintritt und von dieser aus fortschreitet, liegt wahrscheinlich nur eine Reaction vor, die erst durch die ausgelösten primären sensorischen und ductorischen Processe veranlasst wird.

§ 121. Beispiele für die autogene und aitiogene Veränderung der Reizbarkeit.

Ebenso wie andere Eigenschaften werden auch die tropistischen Befähigungen mit der fortschreitenden Entwickelung ausgebildet oder modificirt. Die specifischen tropistischen Reactionen der Sprosse, Wurzeln etc. kommen überhaupt erst mit der Anlage dieser Organe in Frage und stellen sich öfters erst in

---

1) Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 221. Vgl. II, § 53. — Aus der Thatsache, dass Stengel, Wurzeln etc. im plasmolysirten Zustande nicht geotropisch reagiren, ist kein bestimmter Schluss zu ziehen. Strasburger, Jahrb. f. wiss. Bot. 1901, Bd. 36, p. 578.

2) Vgl. die Bd. II, p. 219 citirte Literatur, sowie die inzwischen erschienenen Arbeiten von Strasburger, Jahrb. f. wiss. Bot. 1901, Bd. 36, p. 493, und Kienitz-Gerloff, Ber. d. bot. Gesellsch. 1902, p. 93.

3) B. Němec, Die Reizleitung und die reizleitenden Structuren 1901, p. 135; Biologisches Centralblatt 1901, Bd. 31, p. 529.

4) Näheres bei Haberlandt, Sinnesorgane im Pflanzenreich 1901, p. 150; Biol. Centralbl. 1901, Bd. 31, p. 369; Ber. d. bot. Gesellsch. 1901, p. 569. — Ueber die Reizleitung in Nerven vgl. Verworn, Das Neuron in Anatomie und Physiologie 1900, sowie das Sammelreferat von Boruttau, Ztschr. f. allgem. Physiolog. von Verworn 1901, Bd. 1, p. 129.

5) Czapek, l. c. p. 208 u. Ber. d. bot. Gesellsch. 1901, Generalvers. p. (122).

einem gewissen Entwickelungsstadium ein. So reagiren z. B. die noch in der Knospenlage befindlichen oder eben aus dieser hervortretenden Stengel und Blätter zumeist noch nicht geotropisch und heliotropisch. Auch pflegen die Stengelknoten erst mit einer gewissen Entwickelung die geotropische Reactionsfähigkeit zu gewinnen, die sich in dem Stengelknoten von Dianthus bannaticus sogar erst einstellt, nachdem er seine volle Grösse erreicht hat[1]. Bei Spirogyra, Bacterien und anderen Asomatophyten (II, § 2) stehen natürlich nur embryonale Zellen zur Verfügung, und bei den Schimmelpilzen vollziehen sich die tropistischen Perceptionen und Actionen in der embryonalen Spitze des Fadens (vgl. II, p. 603). Ferner haben wir schon erfahren, dass die geotropische Sensibilität, welche auf die Wurzelspitze beschränkt ist, mit dem Uebergang des jugendlichen Gewebes in Streckungsgewebe verloren geht, während in anderen Fällen die tropistische Sensibilität mit dem Erlöschen der Actionsfähigkeit nicht aufhört (vgl. II, § 120). Auch ist bereits dargelegt, dass und wie eine autogene Verschiebung der geotropischen, heliotropischen etc. Sensibilität nicht selten benutzt wird, um ein Organ, bei Constanz der Aussenbedingungen, in eine andere Gleichgewichtslage überzuführen, oder um durch wiederholten Stimmungswechsel eine periodische Bewegung zu erzielen (Circumnutation der Schlingpflanzen etc. — Vgl. II, p. 388, 564, 576, 596).

Ausserdem kann bekanntlich durch die Veränderungen der Aussenbedingungen ein Stimmungswechsel veranlasst werden, der, ebenso wie in anderen Fällen, entweder (ohne Verschiebung der Gleichgewichtslage) nur den zeitlichen Verlauf oder den Charakter der tropistischen Reaction modificirt. Während wir auf diese Erfolge, soweit sie durch eine mehr oder weniger weitgehende Verschiebung der Gleichgewichtslage markirt werden, etwas näher einzugehen haben, ist es nicht geboten, Einzelheiten über die rein formale Bedeutung von Temperatur, Licht und anderen Factoren zu bringen, da das Wesen dieser Beziehungen an anderer Stelle zur Genüge behandelt ist (II, § 20, 81, 105). Jedoch ist es am Platze, auf die physiologisch bedeutungsvollen Fälle hinzuweisen, in welchen es gelang, durch die ungleiche Beeinflussung der Partialfunctionen einzelne Glieder des Reizprocesses auszuschalten (vgl. II, § 105).

Es wurde bereits (II, p. 533) im Zusammenhang mit anderen Reizbewegungen mitgetheilt, dass die heliotropische Reaction von Keimstengeln schon bei einer Partiärpressung des Sauerstoffs erlischt, bei welcher noch die geotropische Krümmungsbewegung ausgelöst wird, dass ferner in einer verdünnten Luft, in welcher keine Reaction eintritt, auch keine Perception und keine Nachwirkung dieser tropistischen Reizungen nachweisbar ist. Dagegen vermag nach Czapek[2]) die Wurzel von Lupinus den geotropischen Reiz sogar im sauerstofffreien Raum zu percipiren. Denn wenn in einem solchen die Wurzel bei 0 bis +2 C. während 24 Stunden in horizontaler Lage gehalten war, so wurde, nach dem Zurückbringen in Luft und in höhere Temperatur, als Folge der geotropischen Induction, auf dem Klinostaten eine Krümmungsbewegung ausgeführt.

---

1) R. Barth, Die geotropische Wachsthumskrümmung der Knoten 1894, p. 8, 28. — Vgl. II, § 128. Analoges gilt für die Entwickelung der Sensibilität bei Ranken, im Gelenkpolster von Mimosa etc.

2) Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 277.

Uebrigens wird auch bei Luftzutritt in Folge der Erniedrigung der Temperatur die geotropische Action früher gehemmt, als die Perception des geotropischen Reizes[1]). Infolgedessen sind Lupinenwurzeln, die während 18 Stunden bei 0 bis +2 C. horizontal aufgestellt waren, geotropisch inducirt und führen desshalb nach der Uebertragung in eine günstige Temperatur eine Nachwirkungsbewegung aus, die freilich schon desshalb nicht ansehnlich ausfällt, weil durch die niedrige Temperatur die sensorischen Processe beeinträchtigt werden, und weil unter Umständen die Actionsfähigkeit der Wurzel für einige Zeit herabgestimmt wird (II, § 63). Ein ähnliches Resultat wie bei niedriger Temperatur wurde von Czapek (II, p. 535) mit Keimwurzeln auch bei genügend intensiver Einwirkung von Chloroform, Kohlensäure, Coffein erhalten.

Bemerkt sei noch, dass nach Czapek[2]) die Reizaufnahmefähigkeit des geotropisch sensibeln Organes, analog wie die Athmung (I, p. 572), mit der Erhöhung der Temperatur dauernd steigt, während die Curve der Zuwachsbewegung von einem gewissen Temperaturgrade, vom Optimum ab, fällt (II, p. 78). Ferner sei noch darauf hingewiesen, dass durch die Verletzung des Cotyledons von Avena etc., sowie der Wurzelspitze verschiedener Pflanzen transitorisch die Perceptionsfähigkeit, aber nicht immer die Fortleitung der inducirten tropistischen Reaction sistirt wird (II, p. 606), dass weiter durch die mechanische Hemmung des Wachsens (durch Eingipsen) die tropistische Perceptionsfähigkeit nicht aufgehoben wird.

Die Sistirung der Perceptions- oder der Reactionsbefähigung sind zugleich Beispiele für die aitiogene Modification der tropistischen Eigenschaften. Ausserdem kann durch äussere Eingriffe und Veränderungen ein Stimmungswechsel hervorgerufen werden, der in manchen Fällen eine auffällige Verschiebung der tropistischen Gleichgewichtslage, also eine tropistische Bewegung bei Constanz des tropistischen Reizes, zur Folge hat. Ein solcher Effect kann sowohl durch diffuse, als auch durch einseitige Reize, überhaupt durch eine modificirte Inanspruchnahme, ferner direct und indirect verursacht werden[3]). Auch ist es einleuchtend, dass ein Organ entweder sogleich die den veränderten Aussenbedingungen entsprechende Stimmung annimmt und dem entsprechend, soweit es reactionsfähig ist, reagirt, oder dass ein bestimmter tonischer Zustand allmählich durch die während der Entwickelung herrschenden Constellationen angezüchtet wird[4]).

---

1) Czapek, l. c. p. 272; Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 195.

2) Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 32, p. 198, 303.

3) Im Folgenden wird die Bekanntschaft mit II, § 107—109 vorausgesetzt.

4) Vgl. I, p. 16; II, p. 77, 361. Wir halten uns hier sachgemäss an die schon vorhandenen Organe, sehen also von solchen Fällen ab, in welchen durch die Ausseneinflüsse die Bildung des mit einer specifischen Reactionsfähigkeit ausgestatteten Organes veranlasst wird (vgl. II, Kap. VI, VII und II, p. 559). Es ist einleuchtend, dass sich schon desshalb keine scharfe Grenze ziehen lässt, weil die modificirte Stimmung unter Umständen erst in denjenigen Theilen eines fortwachsenden Organes (bei Bacterien erst in denjenigen Individuen) bemerklich wird, die unter den neuen Bedingungen gebildet wurden. Es ist übrigens bekannt, dass die unter verschiedenen Bedingungen cultivirten Pflanzen, bezw. Organe, gewisse reactionelle Differenzen bieten können. So beobachtete z. B. Vöchting (Jahrb. f. wiss. Bot. 1893, Bd. 25, p. 179, 189), dass die bei schwachem Licht ausgebildeten Blüthen von Impatiens parviflora, sowie die

Zu den äusseren Eingriffen zählen auch Verletzungen, die sowohl durch traumatische Reize, als auch durch Störung und Aufhebung der bisherigen correlativen Beziehungen wirksam werden können (II, § 38). So haben wir bereits gehört, dass bei dem Cotyledon von Gramineen und bei der Wurzel eine Verletzung der Spitze eine transitorische Herabsetzung oder Aufhebung der heliotropischen bezw. geotropischen Reizbarkeit veranlasst (II, p. 606). Wenn nun auch in den meisten Fällen die abgeschnittenen Stücke von Sprossen etc. tropistisch reagiren (II, p. 599), so dürfte doch die Verwundung oder die Separation häufig eine gewisse Modification der Reactionsschnelligkeit oder der Gleichgewichtslage veranlassen. In gewissen Fällen findet aber eine ansehnliche Beeinflussung statt, die im allgemeinen (analog wie bei anderen Wechselbeziehungen, II, p. 198) darauf hinausläuft, dass entweder durch die Entfernung (oder durch die Wachsthumshemmung) eines Organes eine auf Ersatz berechnete Verschiebung der tropistischen Gleichgewichtslage eintritt, oder dass mit der Aufhebung der correlativen Verkettung die tropistische Reactionsfähigkeit eines Organes theilweise oder ganz sistirt wird.

Eine auf Ersatz abzielende Veränderung der geotropischen Eigenschaft kommt bei Picea excelsa und verschiedenen Coniferen darin zum Ausdruck, dass sich nach dem Entgipfeln[1]) ein oder einige Seitensprosse steiler aufrichten und hierdurch einen mehr oder minder vollkommenen Ersatz für den Hauptspross liefern. Aehnlich reagirt auch Chara[2]). Bei verschiedenen anderen Pflanzen hat die Entfernung des Gipfeltriebes wenigstens eine gewisse Verkleinerung des geotropischen Grenzwinkels zur Folge[3]). Voraussichtlich wird aber in vielen Fällen, in welchen normalerweise, unter Verkümmerung der Endknospe, eine sympodiale Achse gebildet wird[4]), die nöthige directive Wirkung nicht oder doch nicht allein durch die Verschiebung der geotropischen etc. Reactionsfähigkeit, sondern durch die gesammte autotropische Selbstregulation erzielt. Dagegen scheint bei den sympodialen Rhizomen[5]) die Aufwärtskrümmung des bisher horizontal wachsenden Sprossgliedes in der Regel auf einer Verwandlung des bisherigen Diageotropismus in negativen Geotropismus zu beruhen, die sich Hand in Hand mit dem Uebergang des Rhizomsprosses in einen Laub- und Blüthenspross einstellt. Der Eintritt einer solchen geotropischen Stimmungsänderung wird aber nicht nur bei den sympodialen, sondern auch bei gewissen anderen Rhizomen durch das

---

kleistogamen Blüthen von Linaria spuria kein geotropisches Orientirungsvermögen besassen. Ferner haben offenbar die Culturbedingungen einen nicht unerheblichen Einfluss auf die reactionelle Befähigung von Bacterien und anderen Mikroorganismen (vgl. Rothert, Flora 1901, p. 416, sowie II, § 142). Möglicherweise lassen sich also auch Rassen mit einem bestimmten tropistischen Charakter züchten (vgl. Bd. II, p. 242).

1) Kunze, Flora 1851, p. 145; Sachs, Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 280; Busse, Flora 1893, p. 144. Nach Strasburger (Jahrb. f. wiss. Bot. 1901, Bd. 36, p. 588) veranlasst die Entgipflung von Picea excelsa auch die geotropische Aufrichtung der dieser Pflanze aufgepfropften Seitenzweige von Picea pungens. — Derartige Richtungsänderungen können auch z. B. durch die Infection mit parasitischen Pilzen verursacht werden. Vgl. Ch. Darwin, Bewegungsvermögen 1881, p. 161 und die an dieser Stelle citirte Literatur.

2) Richter, Flora 1894, p. 416.

3) Vöchting, Organbildung 1884, Bd. 2, p. 32.

4) Vgl. z. B. Goebel, Vergl. Entwickelungsgesch. d. Pflanzenorgane 1883, p. 192.

5) Vgl. Goebel, l. c. p. 193; Organographie 1898, p. 645.

Abschneiden oder auch schon durch das Einknicken der bereits über den Boden getretenen Laubsprosse veranlasst oder beschleunigt[1]. Indess tritt ein solcher Erfolg nicht in allen Fällen ein und konnte z. B. von Goebel[2] bei dem Rhizom von Adoxa moschatellina durch das Abtrennen der blühenden Sprosse nicht hervorgerufen werden.

Auch durch das Decapitiren der Hauptwurzel wird veranlasst, dass sich die Seitenwurzeln in Folge der geotropischen Stimmungsänderung steiler abwärts richten, ohne indess eine verticale Gleichgewichtslage zu erreichen[3]. Erwähnt sei noch, dass nach Vöchting[4] bei der Rübe der Spitzentheil der Hauptwurzel, wenn er an die Stelle einer Seitenwurzel eingepfropft ist, in plagiotroper Lage weiter wächst, während die Seitenwurzel, welche an Stelle des abgeschnittenen Spitzentheils der Hauptwurzel aufgepfropft wird, eine positiv parallelotrope Stellung einhält.

Ein schönes Beispiel für das Schwinden der tropistischen Reactionsfähigkeit bietet Tradescantia, bei welcher die ausgezeichnete geotropische Reaction des Stengelknotens nur etwas vermindert (Tr. virginica) oder fast gänzlich aufgehoben ist (Tr. fluminensis, zebrina), wenn das Internodium unterhalb des nächst jüngeren Knotens durchschnitten wird. Dieser Erfolg beruht aber nicht etwa darauf, dass (wie bei der Wurzel und den Grascotyledonen) die Perceptions- und Reactionszone räumlich getrennt sind[5], dass also der geotropische Reiz für den nächst älteren Knoten in dem nächst jüngeren Knoten percipirt wird. Denn nach Miehe tritt in der intacten Pflanze die geotropische Krümmung in dem Knoten 3 z. B. auch dann ein, wenn dieser Knoten in horizontale, der nächst jüngere Knoten 2 aber, durch Biegen des Internodiums, in verticale Lage gebracht ist. Ferner wird im Knoten 3 keine Krümmungsbewegung hervorgerufen, wenn er vertical steht, in dem horizontal gehaltenen Knoten 2 aber eine geotropische Reaction ausgelöst wird. Analog wie bei anderen Correlationen (vgl. II, p. 197) wird die geotropische Reizbarkeit von Knoten 3 auch schon dann beeinträchtigt, wenn der Knoten 2 vorhanden, aber, z. B. durch Einbringen in Kohlensäure oder durch Eingipsen, an der Ausübung des Wachsthums, überhaupt an der Ausübung der normalen Thätigkeiten und Wechselwirkungen behindert ist. Jedoch ist es verständlich, dass die geotropische Stimmung in Knoten 3 nicht durch die Beseitigung des Blattes oder die partielle Resection von Knoten 2, sondern nur dann aufgehoben wird, wenn das embryonale Gewebe und somit auch die Knospe des Knotens 2 beseitigt sind. Uebrigens hat eine solche Beseitigung und Aufhebung der normalen Correlation auch zur Folge, dass der Rest des Internodiums mit der Zeit abstirbt und abgestossen wird (II, p. 203, 278). Da die geotropische Reizbarkeit von

---

1) Vgl. z. B. Goebel, Bot. Ztg. 1880, p. 818; Organographie 1898, p. 184, 645 (Sparganium, Sagittaria, Circaea, Scirpus maritimus etc.); Sachs, Arbeit. d. Bot. Instituts in Würzburg 1880, Bd. 2, p. 484 (Cordyline, Yucca); F. Elfving, ebenda 1880, Bd. 2, p. 489; C. Kraus, Flora 1880, p. 54; Vöchting, Bot. Zeit. 1895, p. 95 (Kartoffel).

2) Goebel, Bot. Ztg. 1880, p. 791.

3) Sachs, Arbeit. d. Bot. Instit. in Würzburg 1874, Bd. 1, p. 622; Darwin, Bewegungsvermögen 1881, p. 159; Vöchting, Organbildung 1884, Bd. 2, p. 35; A. Boirivant, Annal. d. scienc. naturell. 1898, VII. sér., Bd. 6, p. 315. — [Ueber Lagenänderungen an Fiederblättchen bei Entfernung des Endblättchens etc. vgl. B. Němec, Ueber die Folgen d. Symmetriestörung bei zusammengesetzten Blättern 1902 (Sep. a. Bullet. internation. d. l'Academie d. Bohême).]

4) Vöchting, Transplantationen am Pflanzenkörper 1892, p. 34.

5) Dass diese von F. Kohl (Bot. Ztg. 1900, p. 1) vertretene Ansicht irrig ist, wurde von Miehe (Jahrb. f. wiss. Bot. 1902, Bd. 37, p. 527) dargethan, auf dessen Untersuchungen sich das im Text Gesagte stützt.

Knoten 3 auch schwindet, wenn durch entsprechende Einschnitte in das acroscope Internodium die Continuität der Gefässbündel unterbrochen ist, so muss die Wechselwirkung durch diese Bahnen aufrecht erhalten werden (vgl. II, p. 608). Es ist also wahrscheinlich, dass, wie vermuthlich in sehr vielen Fällen (II, p. 202), die Correlationsharmonie durch Reizwirkungen erzielt wird, die durch den Stoffaustausch und die Stoffvertheilung vermittelt werden.

Vermuthlich beruht es ebenfalls auf einem Stimmungswechsel, dass, wie Vöchting[1]) fand, bei Papaver und Tussilago farfara durch das Abschneiden der Blüthen das Schwinden der temporären, positiv geotropischen Reactionsfähigkeit des Blüthen- bezw. Blüthenstandstieles aufgehoben wird, während die negativ geotropische Reactionsfähigkeit, sowie die autotropische Thätigkeit erhalten bleiben. Wenn ferner nach Vöchting bei Papaver derselbe Erfolg schon durch die alleinige Entfernung des Fruchtknotens erzielt wird, so folgt daraus, dass das Zustandekommen des fraglichen correlativen Einflusses von der Existenz und der Fortbildung des Fruchtknotens abhängt. Damit steht im Einklang, dass nach Wiesner[2]) bei Digitalis u. s. w. die Aufrichtung der horizontal gelegten Inflorescenzachse unterbleibt, wenn die Blüthen befruchtet waren. Während aber bei Papaver der decapitirte Blüthenstiel noch wachsthumsthätig bleibt, wird nach Scholtz (l. c. p. 387) bei Clematis cylindrica, Dahlia variabilis etc. durch das Abschneiden der Blüthen das Wachsthum und dadurch die geotropische Reactionsfähigkeit des Blüthenstiels bezw. des Inflorescenzstiels sistirt.

§ 122. Fortsetzung.

Die tropistische Gleichgewichtslage erfährt auch häufig eine gewisse und zuweilen eine ansehnliche Verschiebung mit dem Wechsel der Beleuchtung, Temperatur u. s. w., überhaupt mit dem Ausmaass der formalen Bedingungen oder durch den diffusen Einfluss anderweitiger Agentien. Eine Anzahl von auffälligen Reactionen haben wir bereits bei der Besprechung der photonastischen, thermonastischen etc. Reactionen kennen gelernt und bei dieser Gelegenheit ist schon hervorgehoben, dass der Erfolg entweder auf einem geotropischen Stimmungswechsel oder darauf beruht, dass durch den einseitigen Einfluss der Schwerkraft eine dorsiventrale Induction geschaffen wird, welche zur Folge hat, dass mit dem Wechsel der Beleuchtung, Temperatur u. s. w. eine photonastische, thermonastische etc. Bewegung eintritt[3]). Dass letzteres zutrifft, ist erwiesen, sobald sich die aitionastische Reaction zunächst am Klinostaten einstellt, während dann, wenn dieses nicht der Fall ist, immer noch unentschieden bleibt, ob eine

---

1) Vöchting. Bewegung d. Blüthen u. Früchte 1882, p. 107, 126; M. Scholtz, Cohn's Beiträge z. Biologie 1892, Bd. 5, p. 371. — Vermuthlich wird es auch durch einen geotropischen Stimmungswechsel veranlasst, dass bei Philadelphus, Deutzia etc. die Drehung des Internodiums unterbleibt, wenn das an der Spitze des Internodiums befindliche Blattpaar entfernt wird (de Vries, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1872, Bd. 2, p. 273; Schwendener u. Krabbe 1892, Gesammelte botan. Mittheilungen Bd. II, p. 309), und dass nach Noll (Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1887, Bd. 3, p. 368) bei dem Decapitiren der Blüthenstandsachse der Orchideen die Torsion in dem der Schnittfläche benachbarten Fruchtknoten nicht ausgebildet wird. Vgl. Bd. II, § 131, 132.

2) Wiesner, Biolog. Centralbl. 1901, Bd. 21, p. 803.

3) Für dieses und das Folgende sind II, p. 511 und § 108 nachzulesen.

sogleich schwindende, labile Induction oder eine Modification des geotropischen etc. Stimmungswechsels vorliegt[1]. Da nun nachweislich sowohl die dorsiventrale Induction als auch der aitiogene Stimmungswechsel in der mannigfachsten Weise und bei verschiedenen Reactionen zur Erreichung derselben oder verschiedener Zwecke nutzbar gemacht werden, so ist anzunehmen, dass auch in unseren speciellen Fällen beide Modalitäten separirt oder combinirt zur Anwendung kommen. Wie dem aber auch sei, jedenfalls ist man berechtigt, die fraglichen Reactionsänderungen als Belege dafür anzusprechen, dass die diffuse Einwirkung von Licht, Temperatur u. s. w. einen Stimmungswechsel veranlasst, der zur Folge hat, dass ein Organ bei derselben (constanten) tropistischen Reizwirkung der Schwerkraft eine verschiedene Gleichgewichtslage annimmt.

Das Gesagte gilt natürlich für alle möglichen Combinationen, also auch für den Fall, dass durch den diffusen Einfluss eines Agens der tropistische Einfluss desselben Agens modificirt wird (vgl. II, § 107—109). Das geschieht aber thatsächlich, wenn mit der Zunahme der diffusen Beleuchtung, der Concentration eines Stoffes etc. die tropistische Sensibilität gegenüber demselben Agens und Reizangriff geschwächt oder auch so verschoben wird, dass sich die Richtung der Orientirungsbewegung verändert (II, § 124). Uebrigens ist nicht zu vergessen, dass auch schon ein einzelnes Agens, sowohl durch die diffuse, als auch durch die tropistische Wirkung (sowie durch das Zusammengreifen beider), gleichzeitig verschiedenartige Einflüsse ausüben und somit eine Reaction veranlassen kann, die sich als Resultante aus verschiedenen Factoren ergiebt (vgl. II, § 108).

Beispiele für die Veränderung der geotropischen Sensibilität durch die Beleuchtung sind die unterirdischen Ausläufer von Adoxa moschatellina, Trientalis europaea, Circaea lutetiana etc., welche im Dunkeln sich diageotrop verhalten, bei Beleuchtung aber sich abwärts krümmen, auch wenn sie sich im Boden befinden (vgl. II, p. 564 und die dort citirte Literatur). Diese Action wird bei Adoxa dadurch beschleunigt, dass durch die Beleuchtung zugleich die Wachsthumsthätigkeit der bis dahin verdunkelten Ausläufer wiedererweckt oder gefördert wird[2]. Ferner verursacht der geotropische Stimmungswechsel, dass sich die Ausläufer (oder andersartige Sprosse) verschiedener Pflanzen im Dunkeln annähernd vertical, mit Zunahme der diffusen Beleuchtung aber plagiotrop bis horizontal stellen[3]. Weiter veranlasst die Beleuchtung eine gewisse geotropische Abwärtskrümmung der Seitenwurzeln, durch welche der Grenzwinkel (II, p. 565) z. Th. um 20—30 Grad verkleinert wird[4]. Da dieser Erfolg nach Czapek bei

---

1) Bis dahin ist noch nicht versucht, eine nähere Zergliederung vorzunehmen, was in bestimmten Fällen wohl gelingen dürfte. Es ist aber einleuchtend, dass z. B. die Zunahme der Reaction mit der Intensität der einseitigen Reizwirkung nicht schlechthin zu bestimmten Schlüssen berechtigt. Denn ein solcher Erfolg könnte z. B. auch schon dadurch zu Stande kommen, dass die dorsiventrale Induction (die physiologische Dorsiventralität) und damit (bei Constanz der diffusen Aussenbedingungen) die aitionastische Krümmungsbewegung gesteigert wird.

2) Stahl, Ber. d. Botan. Gesellsch. 1884, p. 391.

3) Lit. bei Czapek, Sitzungsb. d. Wien. Acad. 1895, Bd. 104, Abth. 1, p. 1234; Oltmanns, Flora 1897, p. 24; Goebel, Organographie 1898, p. 642; A. Maige, Annal. d. scient. naturell. 1900, VIII. sér., Bd. 11, p. 248. Näheres vgl. II, § 131.

4) Czapek, Sitzungsb. d. Wien. Acad. 1895, Bd. 104, Abth. 1, p. 1245; Stahl, Ber. d. Bot. Gesellsch. 1884, p. 393.

Umhüllung der Wurzelspitze mit Stanniol ausbleibt, so folgt, dass der photische Stimmungsreiz durch die Wurzelspitze percipirt wird.

Ebenso wie durch Licht wird der geotropische Grenzwinkel der Seitenwurzeln auch durch die Erhöhung der Temperatur etwas verkleinert[1]). Ferner ist bereits (II, § 99) auf Sprosse, Blätter etc. hingewiesen, bei denen die Veränderung der Temperatur eine gewisse Verschiebung der geotropischen Gleichgewichtslage hervorruft.

Wir haben uns hier an radiäre Objecte gehalten, weil sich bei dorsiventralen Objecten die Verhältnisse dadurch compliciren, dass schon die inhärente Dorsiventralität die Ursache einer aitionastischen Krümmungsbewegung sein kann. Auch können wir nicht näher auf die Veränderung des heliotropischen Stimmungswechsels durch die (diffusen) Aussenbedingungen eingehen, da in dieser Hinsicht keine kritischen Studien vorliegen. Die allgemeinen Erfahrungen lassen aber keinen Zweifel, dass durch die Aussenbedingungen nicht nur die phototropischen, sondern auch die andersartigen tropistischen Gleichgewichtslagen beeinflusst werden, und dass eine solche Beeinflussung (auch des Geotropismus) nicht nur durch Temperatur und Beleuchtung, sondern auch durch Feuchtigkeit, chemische Einflüsse nöthiger und unnöthiger Stoffe, sowie durch andere Agentien vorkommt[2]).

Durch verschiedenartige, öfters wohl durch combinirte Einflüsse wird es offenbar bewirkt, dass je nach den Culturbedingungen z. B. die geotropische Gleichgewichtslage der Nebenwurzeln, unter Umständen auch die der Hauptwurzel, eine Verschiebung erfährt. So scheint schon ungenügende Wasserzufuhr veranlassen zu können, dass sich gewisse Keimwurzeln nicht bis zur Verticalstellung krümmen, sondern eine plagiogeotrope Gleichgewichtslage annehmen[3]). Eine solche soll nach Neljubow[4]) bei dem Keimstengel von Pisum sativum eintreten, wenn die umgebende Luft ein gewisses Quantum Leuchtgas enthält, das durch den Acetylen- und Aethylengehalt wirksam ist.

Auch das Zusammengreifen von zwei oder einigen tropistischen Reizungen ist nach den früher (II, p. 362) entwickelten Principien zu beurtheilen. Aus diesen ist unter anderm zu entnehmen, dass die resultirende Reaction selbst dann nicht der einfachen Summirung der (isolirten) Einzelerfolge entsprechen wird, wenn wir voraussetzen, dass die Actionsfähigkeit des Organismus unverändert bleibt, und dass die sensorischen Processe, welche durch die einzelnen tropistischen Reize erweckt werden, selbständig (getrennt) bis zur Auslösung der motorischen Vorgänge verlaufen. Denn einmal besteht kein proportionales Verhältniss zwischen Reizgrösse und Reactionsgrösse (II, § 124), und zudem hängt die endliche Gleichgewichtslage auch von der Krümmung und den hierdurch erweckten Gegenreactionen ab (II, p. 365).

Ausserdem ist bei der allgemeinen wechselseitigen Verkettung im Organismus mit Sicherheit zu erwarten, dass die Inanspruchnahme durch eine tropisti-

---

1) Czapek, l. c. p. 1251; Sachs, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1874, Bd. 1, p. 624.

2) [Einige weitere Beispiele bei Massart, Sur l'irritabilité d. plantes superieures 1902, p. 13; Klebs, Willkürliche Entwickelungsänderungen bei Pflanzen 1903, p. 93.]

3) Sachs, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1873, Bd. 1, p. 445; Elfving, Beitr. z. Kenntniss der Einwirkung der Schwerkraft auf Pflanzen 1880, p. 32; Czapek, l. c. p. 1252; Němec, Jahrb. f. wiss. Bot. 1896, Bd. 36, p. 91.

4) D. Neljubow, Beihefte z. Botan. Centralbl. 1901, Bd. 10, p. 128. [M. Singer, Bericht. d. Botan. Gesellsch. 1903, p. 175.]

sche Reizung die Stimmung (den Tonus) nicht nur in Bezug auf diffuse, sondern auch in Bezug auf tropistische Reize beeinflusst. Hiergegen spricht natürlich nicht, dass z. B. die geotropisch gereizte Pflanze noch heliotropisch reizbar ist und umgekehrt. Denn wenn sich in bestimmten Fällen kein Stimmungswechsel nachweisen lässt, so ist damit nicht ausgeschlossen, dass in einem anderen Falle durch eine tropistische Inanspruchnahme die Sensibilität (oder die Auslösung der motorischen Thätigkeit) gegenüber einem andersartigen Richtungsreiz sogar ganz unterdrückt wird, oder dass die Bedingungen für eine bestimmte Reizbarkeit erst durch eine tropistische Reizung geschaffen werden. Dieses Verhältniss, das wir in Bezug auf aitionastische Reactionen bereits kennen lernten, besteht in der That bei Cuscuta, bei welcher die thigmotropische Reizbarkeit des Stengels am Klinostaten erlischt, weil zur Herstellung der thigmotropischen Reizstimmung die einseitige Einwirkung der Schwerkraft nothwendig ist (II, p. 393, 418).

Eine völlige oder eine sehr weitgehende Sistirung einer tropistischen Reizbarkeit durch eine andersgeartete tropistische Inanspruchnahme ist bis dahin nicht sichergestellt. Indess sind die Abstumpfung der Sensibilität und die Veränderung der Gleichgewichtslage bei Zunahme eines einseitigen Reizangriffes immerhin Beispiele für eine Modification der Reizstimmung, die unter anderm auch durch die combinirte tropistische Wirkung zweier verschiedener Reizstoffe herbeigeführt werden kann (II, § 124). Ferner zeigen die Ranken, dass durch die gleichzeitige Berührung der antagonistischen Flanken die Auslösung der Reizkrümmung auch bei dorsiventralen Ranken ausgeschaltet wird, bei denen durch die alleinige Berührung der bei der Reaction convex werdenden Flanke keine motorische Thätigkeit veranlasst wird (II, § 88). In diesem Falle sind wir also berechtigt, von einem Stimmungswechsel zu reden, den die thigmotropische Inanspruchnahme der antagonistischen Flanke hervorruft.

Nach den allgemeinen Erörterungen in Band II, § 77 dürfte die Ursache der fraglichen Umstimmungen in der Modification der sensorischen Processe oder, was dasselbe sagt, in der Veränderung der maassgebenden Constellationen (der reizbaren Structur) zu suchen sein. So wie wir aber den sensorischen Vorgang nicht näher zergliedern können, vermögen wir zumeist auch nicht sicher zu entscheiden, ob die Umstimmung (oder die Ausschaltung) auf einer Veränderung in dem primären Perceptionsacte, oder in irgend einem Gliede der sensorischen Kette, oder in den Bindegliedern zwischen dieser und den auszulösenden motorischen Processen beruht (vgl. II, p. 360). Auch das erwähnte Verhalten von Cuscuta macht es nur wahrscheinlich, dass ohne die geotropische Induction schon die (primäre) Perceptionsfähigkeit des thigmotropischen Reizes unterdrückt ist. Vermuthlich werden aber verschiedene Modalitäten und Combinationen vorkommen. Jedenfalls wird durch die Argumentationen Noll's[1]) bezw. Czapek's[2]) nicht sicher erwiesen, dass die Umstimmung in einer Veränderung der perceptorischen Einrichtungen (Constellationen), bezw. in einer Alteration der Bindeglieder zwischen den sensorischen und motorischen Processen zu suchen ist.

---

1) Noll, Jahrb. f. wiss. Botan. 1900, Bd. 34, p. 495; Ueber heterogene Induction 1892, p. 56.

2) Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 246; Sitzungsb. d. Wien. Acad. 1895, Bd. 104, Abth. 1, p. 337.

Auch lässt die Erfahrung, dass durch die geotropische Reizung die heliotropische Sensibilität nicht aufgehoben wird und umgekehrt, unentschieden, ob die angeregten sensorischen Processe selbständig (getrennt) verlaufen oder vor der Anregung der motorischen Action zu einem einheitlichen Impulse verschmelzen (II, p. 361). Aus teleologischen Rücksichten wird man aber mit einiger Wahrscheinlichkeit wenigstens ein derartiges Zusammengreifen erwarten dürfen, dass eine einheitliche, also nicht zwei getrennte motorische Auslösungen stattfinden, da die Activirung zweier antagonistischer (sich compensirender) Bewegungsbestrebungen eine unnöthige Thätigkeit sein würde. Vermuthlich wird also in Bezug auf locomotorische Bewegungen und Krümmungsbewegungen eine gewisse Analogie mit dem Verhalten eines Menschen bestehen, der durch zwei gleichstarke, entgegengesetzt gerichtete Orientirungsreize zu keinen Bewegungsbemühungen veranlasst wird, und der zur Zurücklegung einer bestimmten Strecke denselben Energieaufwand benöthigt, gleichviel ob die Bewegung durch einen einzelnen Richtungsreiz veranlasst ist oder der Resultante aus verschieden gerichteten Reizen entspricht.

Eine bestimmte Entscheidung gestatten die bis dahin vorliegenden Erfahrungen nicht, auch nicht die Versuche N. J. C. Müller's[1]) (vgl. II, § 130), nach denen mit der Ausführung der geotropischen Reaction eine Abnahme der Athmungsthätigkeit verknüpft sein soll. Uebrigens ist zu beachten, dass die geotropische und die heliotropische Krümmung wachsthumsthätiger Organe ohne Beschleunigung der mittleren Wachsthumsschnelligkeit stattzufinden pflegt[2]). Wird aber, wie im Grasknoten, die Wachsthumsthäigkeit erst durch die tropistische Reizwirkung der Schwerkraft erweckt, so ist durch diese Induction zugleich die Möglichkeit für eine heliotropische Reaction geschaffen.

Dass beim Zusammenwirken von geotropischer und heliotropischer Reizung eine resultirende Lage angenommen wird, wurde bereits von Dutrochet[3]) und Mohl[4]) erkannt und weiterhin von H. Müller-Thurgau[5]) und Wiesner[6]) näher untersucht. Mit der allgemeinen Betonung, dass bei dem Zusammenwirken der tropistischen und anderer Reize der Erfolg durch den Stimmungswechsel erheblich modificirt werden kann[7]), war der Standpunkt gewonnen, auf dem wir

---

1) N. J. C. Müller, Fünfstück's Beitr. z. wissensch. Bot. 1898, Bd. 2, p. 267. Die Versuche sind nicht einwandsfrei. [M. Arct, Fünfstücks Beitr. z. wissensch. Bot. 1903, Bd. 5, p. 145.]

2) Vgl. Bd. II, § 129, wo auch die Wachsthumsbeschleunigung bei Reizung der Ranken berücksichtigt ist.

3) H. Dutrochet, Recherch. anatom. et physiolog. 1824, p. 92.

4) H. Mohl, Vegetabilische Zelle 1851, p. 140.

5) H. Müller-Thurgau, Flora 1876, p. 94.

6) J. Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreich 1878, I, p. 55, 63.

7) Pfeffer, Pflanzenphysiol. I. Aufl. 1881, Bd. 2, p. 338. Vgl. auch dieses Buch, Bd. I, p. 18 u. II, p. 498, § 107. — Man würde natürlich, je nachdem die Stimmung (der jeweilige Tonus) durch gewöhnliche oder ungewöhnliche Bedingungen und Eingriffe, durch tropistische oder diffuse Reize, durch directe oder indirecte (correlative) Beeinflussung u. s. w. geschaffen und modificirt wird, ferner je nachdem es sich um eine formative oder eine Krümmungsreaction, um den zeitlichen Verlauf der Reaction oder um eine Neuformation oder um die Verschiebung der tropistischen oder einer anderen Gleichgewichtslage handelt u. s. w., verschiedene Rubriken bilden und verschiedene Namen schaffen

auch heute noch stehen, nachdem inzwischen zahlreiche weitere Beispiele für die Bedeutung des Stimmungswechsels bekannt geworden sind.

Eine genaue Präcision der obwaltenden Verhältnisse ist aber oft mit Schwierigkeiten verknüpft. So ist es zu verstehen, dass Czapek[1]) und Noll[2]) in ihren Versuchen mit Keimlingen zu entgegengesetzten Resultaten kamen. Denn während nach ersterem durch die geotropische Reizung die heliotropische Sensibilität und ebenso durch die heliotropische Induction die geotropische Reizbarkeit nicht alterirt werden, sollen nach Noll durch die heliotropische Inanspruchnahme die geotropische Reizbarkeit und Induction aufgehoben werden. Aus der Erfahrung, dass bei vielen Organen schon eine mässige einseitige Beleuchtung eine völlige oder nahezu vollkommene heliotropische Gleichgewichtslage herbeiführt, dass also das geotropische Richtungsstreben überwunden wird, lässt sich kein bestimmter Schluss ziehen, da der besagte Erfolg auch dann zu Stande kommt, wenn die heliotropische Reaction mit weit grösserer Energie angestrebt wird, als die geotropische. Es ist indess wahrscheinlich, dass z. B. eine Abstumpfung der geotropischen Sensibilität durch die heliotropische Reizung gerade bei solchen Organen in Anwendung kommt, die von der leichten und sicheren Ueberführung in die günstige Lichtlage einen wesentlichen Gewinn haben[3]). Jedenfalls muss aber die andersartige tropistische Reizwirkung (mit oder ohne Stimmungswechsel) die geotropische Richtwirkung überwiegen, wenn diese keinen wesentlichen Einfluss auf die Gleichgewichtslage ausüben soll, wie das z. B. auch bei der hydrotropischen, rheotropischen etc. Reizung der Wurzeln und anderer Organe vorzukommen scheint[4]).

---

können, ohne dass damit unsere Einsicht in das Wesen der Sache gefördert würde (vgl. Bd. II, p. 84). Das ist auch nicht mit der Schaffung des Namens »heterogene Induction« durch Noll (Heterogene Induction 1892, vgl. übrigens Noll, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 34, p. 496) geschehen, der zudem die anderweit schon richtig aufgefasste Allgemeinbedeutung der Stimmung und des Stimmungswechsels durch innere und äussere Factoren verkannte (vgl. Pfeffer, Die Reizbarkeit der Pflanzen 1893, p. 22, u. dieses Buch Bd. I, p. 18). Fasst man die Gesammtheit der Erfahrungen zusammen, so ist es auch klar, dass zwischen den oben angedeuteten Rubriken keine scharfen Grenzen möglich sind. Man würde u. a. die geothermonastischen und die geophotonastischen Reactionen mit Bezug auf den Stimmungswechsel durch den tropistischen Reiz, aber nicht mit Bezug auf den Stimmungswechsel durch die diffuse Licht- oder Temperaturänderung (vgl. II. p. 511, 614), (also auch den Einfluss von formalen Factoren) als eine heterogene Induction zu bezeichnen haben. Die Discussionen von Herbst (Biolog. Centralbl. 1894, Bd. 14, p. 733) und Driesch (Die organischen Regulationen 1901, p. 19 Anmerk.) drehen sich im Grunde nur um die Frage, ob es zweckmässig erscheint, für die Stimmungswechsel, die nicht durch formale Bedingungen geschaffen sind, oder die durch die Art des Reactionserfolges auffällig werden, einen besonderen Terminus zu benutzen.

1) Czapek, Sitzungsber. d. Wien. Acad. 1895, Bd. 104, Abth. 1, p. 372; vgl. auch Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 271.

2) Noll, Heterogene Induction 1892, p. 56; Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 34, p. 494.

3) Vgl. die schon besprochenen und die noch in II, § 131, 132 zu besprechenden Beispiele von Stimmungswechsel.

4) Ein Beispiel dafür, dass der Heliotropismus leicht durch den Hydrotropismus überwunden wird, bietet nach Klebs (Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 56) Sporodinia grandis.

§ 123. Schwellenwerth, Inductionszeit und Reactionszeit.

Im Anschluss an Kap. XI dieses Bandes haben wir in Kürze darauf hinzuweisen, was für die tropistischen Reize in Bezug auf die in der Ueberschrift angedeuteten Verhältnisse bekannt ist. Aus der ungleichen Sensibilität verschiedener Organe gegenüber denselben und verschiedenen tropistischen Reizen ergiebt sich ohne weiteres, dass eine eben merkliche Reaction, d. h. die Reizschwelle, zum Theil schon bei sehr geringer, zum Theil erst bei hoher Reizintensität erreicht wird. Ferner sind die Schwärmzellen Beispiele dafür, dass die tropistische Reaction fast augenblicklich eintritt (II, § 142), während bei den tropistischen Krümmungsbewegungen die Latenzzeit selten weniger als einige Minuten, oft aber eine halbe oder einige Stunden beträgt.

Hat die Krümmungsbewegung begonnen, so schreitet sie auch nach der Sistirung des tropistischen Reizanstosses noch kürzere oder längere Zeit fort[1]. Aber auch dann tritt eine mehr oder minder ansehnliche Nachwirkungsbewegung ein, wenn der tropistische Reiz nur so lange wirksam ist, bis eine genügende Reizung inducirt ist, die Krümmungsreaction aber noch nicht angefangen hat. Hieraus folgt also, dass nach der Realisirung der Perception eine gewisse Zeit verstreicht, bevor die Krümmungsbewegung ausgelöst wird. Damit ist aber offen gelassen, in wie weit dieses Verhalten durch die Entwickelung und den Verlauf der sensorischen oder der motorischen Processe (bezw. durch die Verkettung beider) bedingt ist, die beide nach der Natur der Pflanzen, nach Entwickelungsstadium und Aussenbedingungen veränderlich sind. Uebrigens bringt es die ziemlich langsame Fortpflanzung des tropistischen Reizes (II, § 120) mit sich, dass bei räumlicher Trennung der Perceptions- und Actionszone die Auslösung der motorischen Processe erst nach einer gewissen Zeit beginnt, und ferner ist es klar, dass das Nachlassen der Actionsfähigkeit (bei Gleichheit der sensorischen Processe) eine Verzögerung und Verminderung der Krümmungsreaction zur Folge hat.

Ohne eine genügende Perception und Reizung kommt natürlich, trotz bester Actionsfähigkeit, keine Bewegungsreaction zu Stande, die demgemäss unterbleibt, wenn ein Organ zu kurze Zeit einer einseitigen Beleuchtung oder einem andern tropistischen Reize ausgesetzt wird. Da aber die Reaction durch Summation solcher Reize, d. h. dann ausgelöst wird, wenn die kurze Beleuchtung (oder eine andersartige tropistische Einwirkung) in bestimmten Intervallen wiederholt wird, so ergiebt sich, dass auch der kurze Reizanstoss eine gewisse sensorische Erregung (Induction) bewirkt, die bei dem Eintreffen einer bald darauf folgenden Reizung noch nicht ausgeklungen ist (vgl. II, p. 442).

So fand z. B. Wiesner[2], dass sich die Keimstengel von Lepidium sativum, als sie jedesmal 1 Secunde durch eine Gasflamme einseitig beleuchtet und dann während 2 Secunden verdunkelt wurden, nach 25 Min. ebenso stark heliotro-

---

1) Ueber Verlauf der Krümmungsbewegung vgl. II, § 128.

2) Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen 1880, II, p. 25, 87.

pisch gekrümmt hatten, wie die Controlpflanzen, die während 25 Min. dauernd einseitig beleuchtet gewesen waren[1]). Diese Uebereinstimmung erklärt sich daraus, dass die tropistische Reizung und Reaction überhaupt nur bis zu einem gewissen Grade beschleunigt und gesteigert werden können. Ausserdem ist klar, dass mit genügender Verlängerung der reizfreien Intervalle die tropistische Reizreaction abnimmt und endlich ganz ausbleibt. Uebrigens scheint bei guter einseitiger Beleuchtung eine heliotropische Krümmung z. B. noch einzutreten, wenn intermittirend eine Secunde beleuchtet und 15—30 Sec. verdunkelt wird. Da andererseits eine heliotropische Reaction auch dann erfolgt, wenn einseitige Beleuchtung und Verdunkelung in sehr kurzen Intervallen abwechseln[2]), so ergiebt sich, dass (bei genügender Intensität) auch der kürzeste Lichtblitz percipirt wird und eine gewisse sensorische Erregung veranlasst.

Das zuletzt Gesagte gilt vermuthlich auch für andere tropistische Reize. Jedenfalls konnte in allen untersuchten Fällen durch die Summation von Reizanstössen eine Reaction ausgelöst werden. Es ist dieses für die Contactreizung der Ranken bekannt (II, p. 442), und Noll[3]) fand unter anderm, dass eine einmalige, 5 Minuten dauernde, geotropische Reizung des Keimstengels von Sinapis alba keine Reaction hervorrief, die aber in 3 Stunden eintrat, als der Keimling abwechselnd 5 Min. horizontal und 25 Min. vertical gestellt worden war.

Nach dem Vorstehenden ist nicht zu bezweifeln, dass eine gewisse sensorische Erregung auch durch einen continuirlichen tropistischen Reiz ausgelöst wird, der unter dem Schwellenwerth liegt und desshalb keine Bewegungsreaction verursacht. Ohne Frage nimmt diese Erregung mit der Reizintensität mehr und mehr ab, jedoch haben wir kein Mittel, um zu verfolgen, ob sie bei einer gewissen Reizintensität gänzlich oder annähernd aufhört. Thatsächlich dürfen wir letzteres erwarten, da die auf die Wiederherstellung und Erhaltung des Normalzustandes hinarbeitende, selbstregulatorische Thätigkeit des Organismus zur Folge haben muss, dass ein zu schwacher Reiz eine merkliche Veränderung nicht mehr erzielt (vgl. z. B. Bd. II, p. 229).

Schwellenwerthe. — Untersuchungen über die tropistische Reizschwelle bei continuirlicher einseitiger **Beleuchtung** wurden von Darwin[4]), besonders aber von Wiesner[5]) und Figdor[6]) angestellt, welche die gewünschten Lichtintensi-

---

1) Bei Anwendung einer superoptimalen Lichtintensität muss auch erreichbar sein, dass die intermittirend beleuchteten Objecte schneller reagiren, als die dauernd beleuchteten Pflanzen.

2) Die Intervalle kann man beliebig variiren, wenn man zwischen Lichtquelle und Versuchsobject in geeigneter Weise eine mit einem oder mit einigen Ausschnitten versehene, undurchsichtige Scheibe aufstellt und diese in langsame oder schnelle Drehung versetzt.

3) Noll, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 34, p. 463. Vgl. ferner Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 206; Sitzungsb. d. Wien. Acad. 1895, Bd. 104, Abth. 1, p. 1217; Fr. Darwin u. D. Pertz, Annals of Botany 1892, Bd. 6, p. 245; 1903, Bd. 17, p. 93; Jost, Biol. Centralbl. 1902, Bd. 22, p. 175.

4) Ch. Darwin, Bewegungsvermögen der Pflanzen 1881, p. 391.

5) Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen 1878, I, p. 40.

6) W. Figdor, Sitzungsb. der Wien. Acad. 1893, Bd. 102, 1, p. 45. (Ueber Lichteinheiten etc. vgl. dieses Buch Bd. II, p. 574 Anmerk.) — Es ist nicht ausgeschlossen, dass gewisse Pflanzen schon durch Mondlicht heliotropisch gereizt werden. Ch. Musset, Compt. rend. 1890, Bd. 110, p. 201. Vgl. dazu Ch. Bay, Bot. Ztg. 1891,

täten erhielten, indem sie die Pflanzen in einem dunkeln Zimmer in verschiedener Entfernung von einer Gasflamme aufstellten. Unter diesen Umständen und bei günstigen Aussenbedingungen fand Figdor, dass sehr empfindliche Keimstengel (Lepidium sativum, Lunaria biennis u. s. w.) noch bei einer Lichtintensität von 0,0003 Normalkerzen heliotropisch reagirten. Für die Keimstengel von Helianthus annuus und Mirabilis jalapa wurde die Reizschwelle bei 0,016, für die etiolirten Triebe von Salix bei 10,16 Normalkerzen gefunden. Bei den weniger sensibeln Pflanzen (vgl. II, § 110, 112) ist eine weit stärkere einseitige Beleuchtung nothwendig, um eine eben merkliche Krümmungsreaction hervorzurufen.

Die empfindlichsten Pflanzen reagiren also noch auf Beleuchtungsdifferenzen, die das menschliche Auge eben noch zu unterscheiden vermag. Da aber die heliotropische Wirkung hauptsächlich den blauen, violetten und auch den ultravioletten Strahlen zukommt (II, § 113), die wir nicht direct wahrnehmen, so ist klar, dass in Bezug auf die heliotropisch wirksamsten Strahlen die pflanzliche Sensibilität dem menschlichen Wahrnehmungsvermögen überlegen ist. Uebrigens wird bei den empfindlichsten Pflanzen eine heliotropische Reaction noch bei einer Beleuchtung erzielt, welche im Laufe von 16—24 Stunden keine merkliche Schwärzung eines empfindlichen Chlorsilberpapiers hervorruft[1]).

Durch die Verwendung der Centrifugalkraft (II, p. 572) lässt sich nachweisen, dass auch der Schwellenwerth für die **geotropische Reizung** specifisch verschieden ist. Auf diese Weise fand z. B. Czapek[2]), dass bei empfindlichen Keimwurzeln und Keimstengeln durch eine Centrifugalwirkung = 0,001 g eine eben merkliche Krümmungsreaction ausgelöst wird.

Die hohe **thigmotropische** Empfindlichkeit gewisser Ranken wurde früher (II, p. 423) besprochen. Auch hörten wir (II, p. 588), dass eine verhältnissmässig langsame Wasserströmung eine **rheotropische** Krümmung auszulösen vermag. Dass eine ungemein geringe Menge gewisser Stoffe als tropistischer Reiz wirken kann, wird bei Behandlung der chemotactischen Reize (II, § 149) gezeigt werden.

Reactionszeit und Präsentationszeit. — In Bezug auf die tropistischen Krümmungsbewegungen kommt, so weit wir wissen, die kürzeste Reactionszeit den Ranken zu, bei welchen eine thigmotropische Reaction schon nach 5—20 Sec. bemerklich werden kann (II, p. 423, 428). Ausserdem dürfte bei den Blattgelenken von Lourea vespertilionis[3]) und einigen andern Pflanzen der Beginn einer heliotropischen Reaction in weniger als einer Minute erzielbar sein, und unter günstigen Verhältnissen scheinen die Fruchtträger von Phycomyces in etwa 1—3 Min. heliotropisch zu reagiren[4]). Gewöhnlich beträgt aber die heliotropische Reactionszeit, selbst bei sehr empfindlichen Objecten (Keimlinge von Phalaris, Avena, Sinapis etc.), mindestens 7—15 Min., zuweilen aber, wie bei dem stark heliotropisch reagirenden Keimstengel von Vicia sativa, sogar mehr als 1 Stunde[5]).

---

p. 178. — Dass die Sensibilität nach Culturbedingungen veränderlich ist, wurde schon von Wiesner bemerkt. Vgl. auch Figdor, l. c. p. 58, und Oltmanns, Flora 1892, p. 231. — Ueber die Eliminirung der geotropischen Reizung siehe Wiesner, l. c. p. 54 u. dieses Buch II, § 111.

1) Wiesner, Sitzungsb. d. Wien. Acad. 1893, Bd. 102, I, p. 347; Botan. Centralbl. 1897, Bd. 69, p. 305.

2) Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 307; 1898, Bd. 32, p. 190.

3) Vgl. Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 63.

4) Vgl. Oltmanns, Flora 1897, p. 11.

5) Lit. Ch. Darwin, Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 394; Wiesner,

Die heliotropische Reactionszeit scheint aber im allgemeinen kürzer zu sein, als die geotropische Reactionszeit, die z. B. bei empfindlichen Wurzeln nicht unter **20—30** Min. herabzugehen pflegt[1]).

Kürzer als die Reactionszeit (der Reactionsbeginn bei continuirlicher Reizung) stellt sich natürlich die Inductionszeit oder Präsentationszeit[2]), d. h. die Zeit, welche nöthig ist, um eine Erregung zu induciren, die nach der Sistirung des Reizes eine eben merkliche Nachwirkungsbewegung zur Folge hat. So wurde von Czapek (l. c. p. 184) für verschiedene Keimwurzeln bei 25 C. die geotropische Präsentationszeit zu 20 Min., die Reactionszeit zu 30 Min. bestimmt[3]). Eine geotropische Präsentationszeit von weniger als 15 Min. wurde von Czapek (l. c.) nicht beobachtet. Als heliotropische Präsentationszeit wurde bei empfindlichen Keimlingen 7—20 Min., bei dem Epicotyl von Phaseolus 50 Min. gefunden. Uebrigens dürfte das Verhältniss zwischen Präsentations- und Reactionszeit, sogar bei derselben Pflanze, nach den obwaltenden Bedingungen veränderlich sein.

Aus der Gesammtheit der in diesem Paragraph mitgetheilten Erfahrungen ergiebt sich, dass die sensorische Erregung zwar sofort mit dem Reizanstoss beginnt, aber bei Fortdauer des letzteren erst in kürzerer oder längerer Zeit zur vollen Höhe anschwillt, dass ferner die Krümmungsreaction früher bemerklich werden würde, wenn nicht die Inscenirung der motorischen Thätigkeit eine gewisse und öfters wohl eine erhebliche Zeit erfordern würde. Es ist desshalb verständlich, dass die tropistische Reactionszeit zumeist viel kürzer bei den freibeweglichen Organismen ausfällt, bei denen es sich nur um die directive Lenkung der schon vorhandenen Bewegungsthätigkeit handelt.

Nachwirkungsbewegungen. — Wird die tropistische Induction über die Präsentationszeit ausgedehnt, so wird naturgemäss die Nachwirkung gesteigert. So fand z. B. Sachs[4]) Nachwirkungen, die 1—3 Stunden anhielten, und die eine erhebliche Krümmung herbeiführten, als er negativ geotropische Stengelorgane vertical stellte, nachdem sie so lange horizontal gelegen hatten, bis der Beginn der Krümmungsthätigkeit bemerklich wurde. Zu analogen Resultaten führten Versuche von H. Müller[5]) und Wiesner[6]), in denen durch einseitige Beleuchtung bis zum Beginn der heliotropischen Krümmungsbewegung gereizt wurde. Allerdings tritt nicht in allen Fällen eine auffällige Nachwirkung ein, die indess nie gänzlich fehlen dürfte und die sogar bei den schnell reagirenden Schwärmzellen darin zum Ausdruck kommt, dass sich der Organismus, bei Sistirung des phototropischen Reizes, noch einen Augenblick in der Reizrichtung fortbewegt. Wenn

---

Die heliotropischen Erscheinungen 1878, I, p. 37; Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 185. Weitere Angaben finden sich in der II, § 112 und der fernerhin citirten Literatur.

1) Vgl. Czapek, l. c. p. 184; Darwin, l. c. p. 422; Sachs, Flora 1873, p. 321. Verschiedene Beobachtungen sind in der II. § 110 citirten Literatur mitgetheilt. — Ebenso finden sich Angaben über andere Tropismen in den II. § 114—117 angeführten Arbeiten.

2) Vgl. Czapek, l. c. p. 183.

3) In Bezug auf die Knoten von Tradescantia vgl. Kohl, Bot. Ztg. 1900, p. 19.

4) J. Sachs, Flora 1873, p. 325.

5) H. Müller, Flora 1876, p. 89.

6) J. Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen 1878, I, p. 61, und 1880, II, p. 87.

in einigen Fällen Nachwirkungen vermisst wurden[1]), so ist der Grund hierfür sicherlich in den Versuchsbedingungen zu suchen. Da aber die Realisirung und die Ausgiebigkeit der Nachwirkung von verschiedenen Factoren abhängen, so ist auf eine einfache und allgemein giltige Beziehung zwischen Induction und Nachwirkungserfolg nicht zu rechnen. Im allgemeinen scheint aber (bei gut reagirenden Objecten) die Nachwirkung mit der Reactionszeit zuzunehmen[2]).

§ 124. Reizintensität und Excitation.

Mit der Steigerung der Reizintensität (des Reizanstosses) nimmt (wie auch bei andersartigen Reizen, vgl. II, p. 365, 462) im allgemeinen die Excitation zu, wie sich daraus ergiebt, dass die Reactions- und die Präsentationszeit verkürzt werden, und dass durch dieselbe Reizdauer eine ansehnlichere Bewegung ausgelöst wird. Da aber die Excitation, sowie die Reaction, aus verwickelten Processen resultiren, so können die Beziehungen zwischen den besagten Reizerfolgen und der Grösse des Reizanstosses (der Reizintensität) sicherlich nicht durch eine einfache und allgemein giltige Formel ausgedrückt werden. Eine einfache Beziehung ist ohnehin schon dadurch ausgeschlossen, dass mit der Erhöhung der Beleuchtung, der Temperatur, der chemischen Wirkung u. s. w. eine Abstumpfung oder Sistirung der sensorischen und motorischen Fähigkeiten und endlich der Tod herbeigeführt werden (vgl. II, § 63).

Innerhalb der zulässigen Grenzen werden durch die Steigerung des Reizes (Reizanstosses) nicht nur die Sensibilität und Reactionsfähigkeit, also der zeitliche Verlauf der Reaction, sondern vielfach auch die Gleichgewichtslage mehr oder weniger modificirt, und also dem entsprechende Bewegungen veranlasst. So haben wir bereits gehört, dass z. B. bei genügender Steigerung der einseitigen Beleuchtung die bis dahin positiv phototactischen Schwärmzellen veranlasst werden, das Licht zu fliehen, und dass bei festgewurzelten Pflanzen bei specifisch verschiedener Lichtintensität (auch bei radiären Organen) die positiv heliotropische Reaction in eine plagiotrop oder auch in eine negativ phototropische Gleichgewichtslage übergehen kann (II, § 112, 145). Auch ist schon mitgetheilt, dass derartige Reactionsänderungen ebenso in Bezug auf thermotropische, chemotropische, hydrotropische, galvanotropische Wirkungen bekannt sind (II, § 114—118; 143—154). Ferner wird z. B. bei Steigerung der Centri-

---

1) So erhielt z. B. Sachs, Arbeit. d. Würzburger Instituts 1873, Bd. I. p. 472, bei Wurzeln nie Nachwirkungen, die aber von Czapek u. A. in schönster Weise beobachtet wurden. — Ueber den Verlauf der Krümmungsreaction vgl. II, § 128.

2) Weitere Beobachtungen über Nachwirkungen finden sich in den in diesem Paragraphen, sowie in II. § 110—149 citirten Schriften. In Bezug auf die geotropische, bezw. heliotropische Nachwirkung nach dem Abschneiden der Spitze der Wurzel und des Cotyledons von Graskeimlingen vgl. Bd. II, p. 604. — Uebrigens sind auch anderweitige Vorgänge mit Nachwirkungen verknüpft, die allgemein darin zum Ausdruck kommen, dass sich ein Organismus schneller oder langsamer auf den den neugeschaffenen Verhältnissen entsprechenden Gleichgewichtszustand einstellt (II, p. 79; über die Entstehung der Tagesperiode vgl. II, § 58, 98). Auch die formativen Inductionen sind Beispiele von Nachwirkungen, die sich z. B. bei der Induction einer permanenten Dorsiventralität oder bei der Züchtung farbloser Bacterienrassen dauernd erhalten (vgl. II, p. 167, 181, 241 etc.).

fugalkraft der geotropische Grenzwinkel der Seitenwurzeln verkleinert[1]) und bei den diageotropen Rhizomen[2]) eine abwärts (erdwärts) gerichtete Krümmung veranlasst.

Ferner wird im allgemeinen die Sensibilität mit der Inanspruchnahme durch den Reiz abgestumpft. Ist also ein Organismus (Organ) durch Licht, chemische Agentien etc. bereits in einen Reizzustand versetzt, so ist ein absolut grösserer Reizzuwachs nothwendig, um wiederum denselben Effect, also z. B. eine eben merkliche Reaction (d. h. die Ueberschreitung der Unterschiedsschwelle), zu verursachen[3]). Eine derartige Abstumpfung ist übrigens, ausser für die tropistischen, auch für verschiedene andere Reizungen und zwar nicht nur für die Pflanzen, sondern auch für den Menschen bekannt. Obgleich das Verhältniss zwischen Reizgrösse und Excitation nicht durch eine allgemein giltige, einfache Formel ausgedrückt werden kann (vgl. II, p. 624), so hat sich doch ergeben, dass bei den Pflanzen innerhalb gewisser Grenzwerthe ähnliche Beziehungen zwischen Reiz, Reizzuwachs und Excitation, bezw. Empfindung vorkommen, wie bei dem Menschen, d. h. dass auch bei den Pflanzen zwischen dem schon wirksamen Reiz und dem Reizzuwachs dasselbe Verhältniss bestehen muss, um denselben Effect, also eine Excitation auszulösen, die durch eine eben merkliche Reaction, bezw. Empfindung kenntlich wird (Weber's Gesetz). So muss unter anderm zur Erzielung der Unterschiedsschwelle bei dem Menschen die Lichtintensität um $^1/_{100}$, bei Phycomyces um $^1/_5$ gesteigert werden. Befindet sich also dieser Pilz das einemal in einer äqualen (diffusen) Beleuchtung, die 5 Lichteinheiten, das anderemal in einer Beleuchtung, die 100 Einheiten entspricht, so wird im ersten Falle eine eben merkliche heliotropische Reaction durch die tropistische Wirkung von einer Einheit, im zweiten Falle aber erst durch die Wirkung von 20 Lichteinheiten, also durch einen absolut höheren Lichtzuwachs, hervorgerufen.

Dass mit dem Aussenreiz die Excitation (Reaction) steigt, jedoch im allgemeinen langsamer zunimmt als die Reizintensität, war bereits in Bezug auf die geotropische Reizung aus den Arbeiten von Sachs, Elfving, Fr. Schwarz (l. c.), in Bezug auf die heliotropische Reizung aus den Untersuchungen Wiesner's[4]) zu ersehen. Eine nähere Einsicht wurde aber erst durch meine[5]) Untersuchungen über die chemotactischen Reizvorgänge gewonnen, in welchen auch gezeigt wurde, dass der Hauptsache nach zwischen Reizgrösse und Excitation (bezw. Empfindung) bei den Pflanzen ähnliche Beziehungen bestehen, wie bei dem

---

1) Vgl. Sachs, Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1874, Bd. 1, p. 607. — Vgl. auch Pfeffer, Pflanzenphysiologie 1881, Bd. 2, p. 334; Elfving, Beitrag zur Kenntniss d. Einwirkung der Schwerkraft auf die Pflanzen 1880, p. 33 (Separat. aus Acta Soc. Scient. Fennic. Bd. 12); Fr. Schwarz, Unters. a. d. botan. Institut z. Tübingen 1881, Bd. 1, p. 80. — Bei genügender Steigerung der Centrifugalkraft wird natürlich eine mechanische Abwärtsbeugung erzielt. Siehe II, § 29.

2) Czapek, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1895, Bd. 104, p. 1233.

3) Näheres Pfeffer, Untersuch. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1884, Bd. 1, p. 395, wo auch »Unterschiedsschwelle«, »Reizhöhe« und »Reizumfang« definirt sind.

4) Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche 1878, I, und 1880, II.

5) Pfeffer, Bericht d. Botan. Gesellschaft 1883, p. 524; Untersuch. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1884, Bd. 1, p. 395; 1888, Bd. 2, p. 633.

Menschen. Dieses wurde dann von Miyoshi[1]) für den Chemotropismus der Pilze und der Pollenschläuche, von Massart[2]) für den Phototropismus, von Czapek[3]) für den Geotropismus bestätigt.

Bei meinen Untersuchungen (l. c.) kamen die freibeweglichen Organismen z. Th. in Wasser, z. Th. in eine homogene Lösung des Reizstoffes, und dann wurde ermittelt, um wieviel concentrirter die Reizstofflösung in der zugeschobenen Glascapillare sein musste, damit eine eben merkliche Anlockung eintrat (vgl. II, § 149). Zu diesem Zwecke musste bei den Samenfäden der Farne[4]) die Capillarflüssigkeit ungefähr 30 mal mehr Aepfelsäure, bei Bacterium termo[5]) ca. 4 mal mehr Fleischextract enthalten. Bei 0,001 Proc. Fleischextract in der Aussenflüssigkeit ruft also ein Mehr von 0,003 Proc. in der Capillare, bei Aufenthalt in 1 Proc. Fleischextract aber erst ein Zuwachs von 3 Proc. Fleischextract dieselbe, eben merkliche tropistische Reaction hervor.

In analoger Weise (vgl. II, p. 584) fand Miyoshi, dass bei Pollenschläuchen ungefähr die 5fache, bei Mycelfäden von Saprolegnia ungefähr die 10fache Concentration nöthig ist, um die chemotropische Schwellenreaction zu bewirken.

Massart[6]) brachte in seinen Versuchen die Sporangiumträger von Phycomyces zwischen zwei gleichstarke Lichtquellen und ermittelte an welcher Stelle, d. h. bei welchem relativen Abstand von den beiden Lichtquellen, die phototropische Schwellenreaction eintrat. Hiermit ist also, da die Lichtintensität in bekannter Weise mit der Entfernung abnimmt, festgestellt, um wieviel die eine Flanke des Sporangiumträgers stärker beleuchtet sein muss als die andere, damit eine eben merkliche phototropische Reaction eintritt. Es ergab sich aus den bei verschiedener Helligkeit ausgeführten Versuchen, dass die Pflanze bei einer Helligkeitsdifferenz von ca. $^1/_5$ phototropisch reagirte. Die Pflanze ist folglich weniger empfindlich als der Mensch, der ungefähr einen Helligkeitsunterschied von $^1/_{100}$ wahrzunehmen vermag, während wir z. B. mit unserem Tastgefühl nur eine Vermehrung (oder Verminderung) der Belastung um $^1/_3$ zu unterscheiden vermögen (ein ähnliches Verhältniss besteht in Bezug auf den Geruchsinn und das Wärmegefühl). Uebrigens ist wohl zu beachten, dass unsere eigenen Empfindungen und die Reaction der Pflanze, also auch die Schwelle der Empfindung und der Reaction, von verschiedenem Werthe und nur insofern vergleichbar sind, als beide als Indicien für die Reizung benutzt werden (Näheres bei Pfeffer, l. c. 1884, p. 395).

Mit Hilfe der oben angewandten Methode der Unterschiedsschwelle wurde auch bei dem Menschen das Verhältniss zwischen Reiz und Empfindung ermittelt. Aus den mitgetheilten Versuchen ist zugleich zu ersehen, dass auch bei der Pflanze durch die allseitig gleiche (diffuse) Einwirkung des Lichtes oder des Chemotropicums die tropistische Stimmung modificirt, d. h. die heliotropische,

---

1) Miyoshi, Botan. Zeitung 1894, p. 21; Flora 1894, p. 81, vgl. Bd. II, p. 584.

2) Massart, La loi de Weber etc. Bullet. d. l'Academ. royale de Belgique 1888, 3 sér., Bd. 16, Nr. 12.

3) Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 191; 1895, Bd. 27, p. 305.

4) Pfeffer, l. c. 1884, p. 397. Ebenda p. 432 ist mitgetheilt, dass ein analoges Resultat mit Samenfäden der Laubmoose gewonnen wurde, die durch Rohrzucker chemotactisch gereizt werden.

5) Pfeffer, l. c. 1888, l. c. p. 634. Es thut nichts zur Sache, dass die Reizung der Bacterien auf Phobochemotaxis beruht. Vgl. II, § 142.

6) L. c. Um zwei gleiche Lichtquellen zu erhalten, liess Massart das Licht einer Lampe von zwei, in geeigneter Weise aufgestellten Spiegeln reflectiren und stellte durch Entfernung dieser Spiegel von der Lampe die gewünschten Lichtintensitäten her.

bezw. die chemotropische Sensibilität abgeschwächt wird (vgl. II, § 121, 122). Eine solche Abschwächung findet ebenso bei der Inanspruchnahme durch den tropistischen Reiz statt [1]). Es ist dieses unter anderm darin ausgesprochen, dass mit der Zunahme des tropistischen Reizes die Reactionszeit zunächst schnell, dann langsam verkürzt wird. So ging in Versuchen Czapek's [2]) mit der Wurzel von Lupinus, bei Steigerung der Centrifugalkraft von 0,001 auf 1 g, die Reactionszeit von 6 Std. auf $1\frac{3}{4}$ Std., bei weiterer Steigerung der Fliehkraft auf 40 g aber nur auf 45 Min. zurück.

In den Hauptzügen bestehen ähnliche Verhältnisse zwischen Reizgrösse und Excitation (Reaction) auch bei den nicht tropistischen Reizungen. Es wurde bereits an verschiedenen Stellen auf die Abstumpfung der Sensibilität durch denselben Reiz hingewiesen, und ferner darauf, dass unter Umständen besondere Eigenthümlichkeiten ausgebildet sind [3]). In dieses Gebiet gehört somit auch die bekannte Erfahrung, dass die Wachsthumsthätigkeit und andere Functionen mit der Zunahme der Temperatur, eines Nährstoffes u. s. w. vom Minimum ab zunächst schneller, dann, mit der Annäherung an das Optimum, allmählich langsamer gesteigert werden, dass ferner durch eine solche Curve auch diejenigen Excitationen ausgedrückt werden, die durch die Einwirkung unnöthiger Stoffe, sowie durch andersartige Eingriffe veranlasst werden [4]). Eine Abnahme der Thätigkeit (und der Excitation) wird, bei genügender Steigerung der Intensität, schliesslich durch jedes Agens bewirkt (II, p. 279). Zudem liefert die graphische Darstellung derjenigen tropistischen Reactionen, in welchen sich die Bewegungsrichtung mit der Zunahme der Reizintensität ändert, eine Curve mit einem Wendepunkt [5]).

In allen diesen und anderen Fällen resultirt die physiologische Reaction und deren Aenderung aus dem Zusammengreifen verschiedener Factoren und Partialfunctionen. Natürlich sind nur die nächsten, fassbaren Factoren erkannt, wenn sich z. B. zeigen lässt, dass die Verschiebung der Gleichgewichtslage mit der Reizintensität die Folge davon ist, dass dasselbe Agens zwei verschiedenartige

---

1) Es ist allerdings aus verschiedenen Gründen anzunehmen, dass die diffuse und die tropistische Inanspruchnahme nicht ganz übereinstimmend wirken. In dieser Hinsicht fehlen indess nähere Untersuchungen. Uebrigens sind die tropistische und die diffuse Wirkung unter Umständen schwer auseinanderzuhalten. So wird mit der Erhöhung der Concentration des Chemotropicums in der Capillare, und damit in der Diffusionszone, der ganze Organismus (Samenfaden, Pilzfaden etc.) in eine concentrirtere Lösung versetzt. Ferner wird eine Steigerung der einseitigen Beleuchtung zumeist auch eine vermehrte Lichtzufuhr zur Schattenseite zur Folge haben.

2) Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 191; 1895, Bd. 27, p. 305. — Aus verschiedenen Gründen würde die Ermittlung der Präsentationszeit das Verhältniss zwischen Reizgrösse und Excitation genauer angeben.

3) Siehe diesen Bd. II, p. 442, 463, § 121, 122, sowie z. B. Pfeffer, Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1884, Bd. I, p. 406, 506, 521; Correns, Flora 1892, p. 107, 150.

4) Vgl. Bd. II, p. 78, 94, wo auch auf die dauernde Steigerung der Athmung bei Erhöhung der Temperatur hingewiesen ist.

5) Die Bezeichnung dieses Maximums als Optimum (II, p. 78) ist nicht gerade glücklich gewählt. Denn einmal ist es z. B. möglich, dass ein Organismus zu Grunde geht, während die optimalen Bedingungen für eine Partialfunction bestehen (vgl. II, p. 78). Ferner kann man ebensowohl die positiv, wie die negativ tropistische Gleichgewichtslage als Optimum bezeichnen, und thatsächlich ist es für den Organismus vortheilhaft, dass er sich bei der Steigerung der Intensität des Lichtes von diesem wegwendet. — Ueber Phobophototaxis etc. vgl. II, § 142, und Rothert, Flora 1901, p. 401.

tropistische Auslösungen bewirkt[1]). Lässt sich indess, wie zumeist, eine solche Combination nicht nachweisen, so vermögen wir auch in diesem Falle nicht zu sagen, durch welche Vorgänge im Protoplasten es bewirkt wird, dass sich die Reizstimmung mit der Zunahme der Reizintensität ändert (vgl. II, p. 362, 616, § 123).

Nach dem Gesagten kann es nicht überraschen, dass das reale Verhältniss zwischen Reiz und Reizung (Excitation) zum Theil sehr erheblich von der Curve abweicht[2]), die nach dem Weber'schen Gesetz construirt ist. Nach diesem wird eine gleiche Excitation erzielt, wenn der schon bestehende Reiz und der Reizzuwachs in demselben Verhältniss stehen, oder, in anderer Formulirung: es wächst die Excitation in arithmetischer Progression, wenn der Reiz in geometrischer Progression zunimmt. Da dasselbe Verhältniss zwischen den Grundzahlen und den zugehörigen Logarithmen besteht, so kann man auch sagen: die Excitation ist proportional dem Logarithmus des Reizes[3]). In den oben (II, p. 626) erörterten Fällen stimmt übrigens der empirische Befund (innerhalb gewisser Grenzen) mit den theoretischen Forderungen des Weber'schen Gesetzes bei den Pflanzen ebensogut überein, wie bei dem Menschen. Es wächst dann also, der logarithmischen Curve entsprechend, nach Ueberschreitung der Schwelle die Excitation zunächst schneller, dann langsamer als die Reizintensität. Mit Rücksicht auf die Pflanzen kann es aber nicht zweifelhaft sein, dass das Zustandekommen der fraglichen Relationen in den physiologischen Vorgängen zu suchen ist, also nicht, wie es Fechner bei alleiniger Berücksichtigung der Empfindungen des Menschen annahm, in den psychischen Processen. Es ist desshalb auch geboten, die von Fechner angewandte Bezeichnung »psychophysisches Gesetz« zu vermeiden[4]).

Ebenso wie die Stimmungsänderung durch einen andersartigen Reiz, so muss auch die Stimmungsänderung bei Steigerung der Reizintensität in erster Linie durch eine Modification in dem sensorischen Apparat oder den sensorischen Processen verursacht werden (vgl. II, § 121, 122). Naturgemäss kann aber die Stimmungsänderung benutzt werden, um einen gewissen Aufschluss über verschiedene Fragen zu gewinnen. Wird z. B. bei der Inanspruchnahme durch einen bestimmten Reiz die Sensibilität des Organes gegenüber einem anderen Reiz nicht modificirt, so muss die Perception beider Reize auf verschiedenartigen Processen beruhen[5]). Dieses gilt also auch für die chemotropische Sensibilität, und es ist demgemäss aus den Versuchen Rothert's[6]) zu folgern, dass die anlockende Reizwirkung, welche Fleischextract und Aether auf Amylobacter spec. ausüben, auf zwei von einander unabhängigen Perceptionsprocessen beruhen. Denn die Reizwirkung von 1 Proc.

---

1) Vgl. diesen Bd. II, p. 552, sowie über das Zusammenwirken von Chemotropismus und Osmotropismus II, p. 581, § 150. — An diesen und anderen Stellen (vgl. z. B. II, § 109, 132) ist auch gezeigt, warum sich die Verhältnisse bei dorsiventralen Organen complicirter gestalten.

2) Nach Mendelssohn (Centralbl. f. Physiol. 1903, Bd. 17, p. 11) steigt die thermotropische Reizung proportional zur Temperatur.

3) Ueber dieses und das Folgende vgl. Pfeffer, Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1884, Bd. 1, p. 401 ff, und 1888, Bd. II, p. 638.

4) Unser eigenes Empfinden ist immerhin geeignet, die fragliche Unterschiedsempfindung der Organismen verständlich erscheinen zu lassen. So ruft z. B. der Gewinn eines Markstückes bei dem Bettler, aber nicht bei dem Millionär, einen grossen Eindruck hervor.

5) Vgl. hierüber Pfeffer, Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1888, Bd. 2, p. 648.

6) Rothert, Flora 1901, p. 387. — Vgl. auch II, § 151.

Fleischextract bleibt unverändert, wenn sowohl die Lösung in der Capillare, als auch die ausserhalb derselben befindliche Flüssigkeit mit 1,6 Proc. Aether versetzt werden, der bei einseitiger Wirkung ebenfalls diesen Amylobacter anlockt.

Der Eintritt eines Stimmungswechsels darf allerdings nicht ohne weiteres zu einer bindenden Schlussfolgerung benutzt werden, da ein Stimmungswechsel auch durch einen andersartigen Reiz erzielt werden kann, dessen Perception auf der Ausbildung einer besonderen Sensibilität beruht (II, § 121, 122). Die Erfahrung, dass die chemotropische Wirkung der Aepfelsäure auf die Samenfäden der Farne sowohl durch diese Säure, als auch durch Maleinsäure abgestumpft wird, macht es immerhin wahrscheinlich, dass beide Stoffe denselben Auslösungsvorgang hervorrufen[1]. Zu demselben Schluss führt auch die Thatsache, dass die anlockende Wirkung des Dextrins auf Bacterien durch die Uebertragung des Organismus in eine Dextrinlösung in derselben Weise herabgesetzt wird, wie durch die Uebertragung in eine Lösung von Fleischextract[2]. Ferner spricht der Umstand, dass z. B. für verschiedene Bacterien Kaliumsalze, Fleischextract und andere Stoffe in gleicher Weise Reizmittel sind, während nur gewisse Arten durch Sauerstoff angelockt werden, dafür, dass diesem Verhalten specifische Sensibilitäten zu Grunde liegen (vgl II, § 126, 150, 151). Auf solche haben wir ja zunächst immer zu schliessen, wenn in dem einen Falle verschiedenartige Reizanstösse einen ähnlichen Erfolg haben, während in anderen Organen (Organismen) nur die Sensibilität für einen oder einzelne dieser Reizanstösse ausgebildet ist (vgl. I, p. 14; II, p. 360). Uebrigens ist zu erwarten, dass eingehende Untersuchungen über die wechselseitige Abstumpfung von Reizen wichtige Resultate zu Tage fördern werden. In der angedeuteten Weise wird sich unter anderm auch entscheiden lassen, ob und in wie weit etwa die Inanspruchnahme durch rothe Lichtstrahlen die tropistische Wirkung der blauen Strahlen abstumpft und umgekehrt.

§ 125. Die Reizbedingungen und der Reizprocess.

Wie früher (II, § 107) betont wurde, nehmen viele Organe (Organismen) bei einseitiger oder einseitig überwiegender Einwirkung von Licht, chemischen Agentien, Schwerkraft u. s. w. vermöge ihrer specifischen tropistischen Sensibilität eine bestimmte Orientirung an, weil bei der Ablenkung aus dieser Gleichgewichtslage Bewegungsreactionen ausgelöst werden, die auf die Wiederherstellung der tropistischen Gleichgewichtslage berechnet sind. Die Bedingungen für eine tropistische Reizung und Reaction sind demgemäss bei sensibeln, parallelotropen Organen gegeben, sobald diese nicht parallel zur Angriffsrichtung von Licht, Schwerkraft etc. orientirt sind, während sich ein plagiotropes Organ gerade dann in der Gleichgewichtslage befindet, wenn der Reizangriff rechtwinkelig, bezw. schiefwinkelig gegen dasselbe gerichtet ist. Mit der Ablenkung aus der Gleichgewichtslage werden somit die Bedingungen für die tropistische Reizung hergestellt, die also z. B. bei einem parallelotropen Organ, auch bei inverser parallelotroper Aufstellung, fehlen, so lange die opponirten Flanken dem gleichen Einfluss von Licht, chemischen Agentien, Schwerkraft

1) Pfeffer, l. c. 1884, p. 399.
2) Pfeffer, l. c. 1888, p. 635.

u. s. w. ausgesetzt sind. Da aber diese völlig gleiche Inanspruchnahme schon durch eine geringe (autogene oder aitiogene) Krümmung (II, § 79), d. h. durch eine geringe Veränderung der Angriffsrichtung, aufgehoben wird, so ist dafür gesorgt, dass sich die besagte labile Gleichgewichtslage nicht erhält, dass also bei inverser Aufstellung bald eine tropistische Reizung beginnt, durch welche die stabile Lage gewonnen wird.

In jedem Falle ist also (wie besonders klar bei parallelotropen Organen hervortritt) ein inäqualer Angriff die äussere Bedingung für eine tropistische Reizung, die demgemäss im diffusen Licht ausbleibt, sowie auch dann, wenn der Organismus in der Mitte zwischen zwei gleichen Lichtquellen steht[1]. Analoges gilt für die chemotropische, thigmotropische etc. und auch für die geotropische Reizung, die ebenso wie am Klinostaten (II, § 109) auch dann nicht zu Stande kommen würde, wenn sich die Pflanze derart zwischen zwei Planeten befände, dass sie von zwei Seiten der gleichen Massenanziehung ausgesetzt wäre.

Die tropistische Reizung beruht somit auf der Bemessung einer Differenz, d. h. auf einer Unterschiedsempfindung[2]. Mit diesem allgemeinen Schlusse ist natürlich nichts näheres über die Reizbedingungen und die Reizprocesse vorausgesetzt und ausgesagt, die thatsächlich bei den phototropischen, geotropischen, thigmotropischen, chemotropischen u. s. w., überhaupt bei allen denjenigen Reizungen nicht völlig identisch sein können, die auf specifischen Sensibilitäten beruhen. Zudem ist es nicht nothwendig, dass ein Agens stets in derselben Weise wirken muss, und es ist unter anderm schon hervorgehoben, dass durch einseitige Beleuchtung in verschiedener Weise eine bestimmte Orientirung erzielt werden kann[3]. Folglich ist es auch nicht zulässig, nach einigen Einzelerfahrungen zu generalisiren, und es ist z. B. ganz wohl möglich, dass ein sensibler Organismus die abgestufte Helligkeit, ein anderer Organismus aber speciell den bestimmten Strahlengang des Lichtes (die Lichtrichtung) als tropistischen Reiz empfindet (vgl. II, § 127).

Am einfachsten und klarsten treten uns diese und andere Verhältnisse bei den physiologisch radiären Organen entgegen, an die wir uns bei diesen und den folgenden Betrachtungen in erster Linie halten, da bei dorsiventralen Organen vielfach besondere Complicationen hinzukommen[4]. In der That ergeben sich

---

1) Vgl. II, p. 626. Es kann übrigens in verschiedener Weise durch die Eigenschaften eines radiären Organs bewirkt werden, dass eine allseitig gleiche Aussenwirkung eine tropistische Reizung hervorruft. Das könnte z. B. eintreten, wenn die eine Flanke eines Organs, in Folge ihrer Färbung oder anderer Eigenschaften, weniger Licht in das Innere treten lässt, als die andere, oder wenn durch die ungleiche Permeabilität zwei opponirter Flanken ein ungleich schneller Eintritt eines Reizstoffes verursacht wird. Vgl. Bd. II, p. 221, 357.

2) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiol. I. Aufl., Bd. 2, p. 329, u. Untersuch. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1884, Bd. 1, p. 477. — Da es sich in diesen, wie in manchen anderen Fällen, um Bemessung einer Differenz handelt, so ist es nicht gerade practisch, wie es Nagel (Botan. Zeitung, Ref. 1901, p. 297) thut, »Unterschiedsempfindlichkeit« für die später (II, § 142) zu besprechende Phobotaxis zu reserviren.

3) Vgl. Bd. II, § 107—109, wo auch darauf hingewiesen ist, dass ein Agens verschiedene Einflüsse und auch verschiedene Orientirungswirkungen ausüben kann.

4) Vgl. Bd. II, § 109, 131, 132. — Aus dem Gesagten geht hervor, dass nicht, wie es J. Loeb (Pflüger's Archiv f. Physiolog. 1897, Bd. 66, p. 441; Vergleichende

die obigen Schlüsse schon aus den Erfahrungen über radiäre Organe, die zugleich zeigen, dass auch bei einzelligen Organen die tropistische Reactionsfähigkeit und Gleichgewichtslage durch äussere und innere Ursachen in weitgehender Weise modificirt werden kann (II, § 121, 122).

Naturgemäss werden die auf die Wiederherstellung und Erhaltung der tropistischen Gleichgewichtslage abzielenden Bewegungsreactionen (analog wie bei allem selbstregulatorischen Walten, II, § 45) nur bei Störung des Gleichgewichtszustandes ausgelöst. Da aber schliesslich keine Aenderung der Aussenbedingungen spurlos an dem Organismus vorübergeht, so befindet sich dieser schon desshalb in der tropistischen Gleichgewichtslage in einem modificirten Reizzustand[1]). Dass dem so ist, das wird unter anderm durch die Abstumpfung der tropistischen Sensibilität bestätigt, die sowohl bei allseitiger, wie auch bei äqual zweiseitiger Einwirkung des Tropisticums eintritt, sowie z. B. auch dann, wenn die von einer Lichtquelle ausgehenden Strahlen parallel zur Längsachse eines paralleloheliotropischen Organes gerichtet sind (vgl. II, § 122, 124).

Zudem sind die ansehnlichen und geringfügigen formativen Reactionen und Regulationen, die durch die einseitige Einwirkung von Licht, Schwerkraft etc. veranlasst werden, Belege für Reizwirkungen und Reizstimmungen, die nicht durch eine Krümmungsbewegung angezeigt werden (vgl. II, Kap. VI u. VII). Dahin zählt z. B. die Verlangsamung des Wachsthums bei inverser Aufstellung (II, § 29), und wenn, woran nicht zu zweifeln ist, die Wachsthumsthätigkeit des Grasknotens auch bei völlig äqualer (diffuser) Einwirkung der Schwerkraft erweckt wird, so folgt daraus, dass in diesem Organe die Wachsthumsthätigkeit durch den parallelotropen Einfluss der Schwerkraft sistirt wird[2]). Ferner ist zu beachten, dass die tropistische Reaction wahrscheinlich öfters aus verschiedenen (nicht separirbaren) Excitationen resultirt, die dasselbe Agens hervorruft, dass also in der tropistischen Gleichgewichtslage in demselben Sinne verschiedene Reizungen thätig sind, wie bei dem Zusammenwirken von zwei oder einigen differenten Reizanstössen (II, § 120). Das ist unter anderm der Fall bei den plagiotropen Prothallien der Farne, bei welchen das Fortbestehen der labilen dorsiventralen Induction zugleich ein Beispiel für die Existenz eines bestimmten Reizzustandes in der Gleichgewichtslage ist (vgl. II, p. 182).

Nach den an dieser und anderer Stelle gegebenen Erörterungen ist es selbstverständlich, dass der tropistische Effect nicht ohne weiteres nach den Erfolgen bemessbar ist, die ein Agens bei allseitig gleicher (diffuser) Einwirkung

---

Gehirnphysiologie 1899, p. 4) annimmt, in der tropistischen Gleichgewichtslage die symmetrischen Punkte immer so orientirt sein müssen, dass sie von einem gleich intensiven Aussenreiz getroffen werden. — Dass auch dorsiventrale Organe und Organismen parallelotrop reagiren können, ist II, p. 551 mitgetheilt.

1) Die Einwände Noll's (Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 34, p. 487) sind aus einer einseitigen Betrachtung der obwaltenden Verhältnisse entsprungen. — Vgl. ferner Pfeffer, Die Reizbarkeit d. Pflanzen 1893, p. 19; Pflanzenphysiologie II. Aufl., Bd. I, p. 15; Unters. a. d. Botan. Institut zu Tübingen 1888, Bd. I, p. 476; Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 195. [G. Haberlandt, Jahrb. f. wiss. Bot. 1903, Bd. 38, p. 468; Noll, Bericht d. Bot. Gesellsch. 1902, p. 416.]

2) Bd. II, § 29. Untersuchungen, die von Hering im hiesigen Institute ausgeführt wurden, ergaben, dass bei inverser Aufstellung allgemein eine gewisse Hemmung des Längenwachsthums eintrat.

hervorruft, dass vielmehr die einseitige Angriffsweise besondere tropistische und anderweitige Auslösungen und Reactionen veranlassen kann. Vermuthlich wird die Zukunft noch mehr Beispiele dafür bringen, dass die Wachsthumsthätigkeit (oder eine andersartige motorische Thätigkeit) durch die einseitige Reizung erst erweckt oder doch erheblich modificirt wird. Letzteres ist unter anderm bei den allseitig empfindlichen Ranken der Fall, bei denen durch eine einseitige, aber nicht durch eine allseitige Contactreizung eine transitorische Wachsthumsbeschleunigung veranlasst wird[1]).

In zweckentsprechender Weise werden schon durch eine geringe, aber specifisch verschiedene Lagenänderung die tropistischen Reactionen ausgelöst, durch welche die tropistische Ruhelage hergestellt und erhalten wird. Mit der Ablenkung nimmt dann im allgemeinen die Excitation schnell zu, um in einer bestimmten Lage, d. h. bei einer bestimmten Angriffsrichtung des Lichtes, der Schwerkraft etc., den Maximalwerth zu erreichen. Im näheren müssen schon desshalb Differenzen bestehen, weil bei einem parallelotropen Organ die Ablenkung bis 180 Grad, bei einem diatropen aber nur bis 90 Grad gesteigert werden kann, da mit der Ueberschreitung dieser labilen Lage wiederum die tropistische Auslösung beginnt. Beachtenswerth ist, dass bei parallelotropen (radiären) Organen die stärkste Excitation nicht, oder doch in gewissen Fällen nicht, bei rechtwinkligem Angriff der Schwerkraft, sondern erst bei grösserer Ablenkung aus der geotropen Gleichgewichtslage eintritt. Es ist indess sehr wohl möglich, dass in dieser Hinsicht, sowohl in Bezug auf die Pflanzen, als auch in Bezug auf die tropistischen Reizmittel, specifische Differenzen bestehen.

Nähere Studien liegen nur für den Geotropismus vor. Bei den von Czapek[2]) untersuchten, parallelotropen Wurzeln und Sprossen (auch bei Phycomyces) tritt die stärkste Erregung bei einer Ablenkung von 140—160°, also dann ein, wenn die Wurzeln 50—70° aufwärts, die Stengel ebenso stark abwärts gegen die Horizontale geneigt sind. Die schnelle Zunahme der Reizung mit der Ablenkung ergiebt sich daraus, dass Wurzeln schon bei einer Ablenkung von 2°, aber langsamer als bei einer Ablenkung von 20° reagiren. Bei fernerer Zunahme der Ablenkung konnte Czapek keine weitere Beschleunigung des Reactionsbeginnes bemerken. Jedoch wurde eine weitere Steigerung der geotropischen Excitation dadurch erwiesen, dass nach gleichlanger geotropischer Induction die ansehnlichste Nachwirkungskrümmung bei denjenigen Wurzeln eintrat, die um 140—160° abgelenkt worden

---

1) II, § 88. — Natürlich giebt es auch transitorische Beschleunigungen durch diffuse Reizwirkungen. Vgl. z. B. II, p. 478.

2) Czapek, Jahrb. f. wiss. Botan. 1895, Bd. 27, p. 283, 297; 1898, Bd. 32, p. 193. — Sachs (Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 240; Flora 1873, p. 325), sowie A. Bateson u. Fr. Darwin (Annals of Botany 1888, Bd. 2, p. 65) nehmen an, dass die stärkste geotropische Reizung bei horizontaler Lage der parallelotropen Organe stattfinde, während nach Elfving (Beitrag z. Kenntniss der Wirkung d. Schwerkraft auf Pflanzen 1880, p. 32) die geotropische Reizung den Maximalwerth bei umgekehrter Stellung der Hauptwurzel erreichen soll. — Aus dem im Text Gesagten ergiebt sich zugleich, dass die Grösse der geotropischen Reizwirkung nicht schlechthin dem Sinus des Ablenkungswinkels, d. h. der auf dem Organe rechtwinklig stehenden Componente der Schwerkraft proportional ist. [Nach Massart (Sur l'irritabilité d. plantes superieures 1902, p. 28) tritt bei parallelotropen Organen die maximale geotropische Reizung in der Horizontallage ein.]

waren[1]). Mit weiterer Ablenkung nimmt die Excitation wieder ab, und bei genau inverser Stellung wird eine labile Gleichgewichtslage erreicht[2]). Werden also parallelotrope Wurzeln oder Stengel, bei Verhinderung einer Abweichung von der Verticalen, längere Zeit in der inversen Stellung gehalten, so tritt am Klinostaten keine geotropische Nachwirkung ein. Eine geringe Abweichung von der Verticalen, die unter normalen Verhältnissen stets durch die autonomen Bewegungen herbeigeführt wird, genügt aber, um eine positiv oder negativ geotropische Reizung und damit die Rückführung in die stabile Ruhelage zu veranlassen (Czapek, l. c. p. 290).

Bei diesen Betrachtungen wurde vorausgesetzt, dass die Basis des Sprossstückes festgehalten, der Spitze also Bewegungsfreiheit geboten ist. Fixirt man dagegen an einem horizontal liegenden Sprosse die Spitze, so wird durch die negativ geotropische Krümmung in der Actionszone der basale Sprosstheil gehoben und in eine inverse Ruhelage geführt. Demgemäss tritt keine geotropische Reaction ein, wenn ein Sprossstück in umgekehrter Lage so aufgestellt wird, dass die Spitze festgehalten ist. Wird aber die Spitze in normaler Verticallage festgelegt, so wird durch die Nutationen des freien Theiles die geotropische Reizbedingung hergestellt und hierdurch, analog wie bei horizontaler Lage, eine inverse Aufrichtung des freien Sprosstheils verursacht. Aus dem Gesagten ergiebt sich ohne weiteres, dass sich sowohl der basale, wie der apicale Theil des horizontal aufgestellten Sprossstückes negativ geotropisch aufrichtet, wenn die Mitte der sensibeln und krümmungsthätigen Partie fixirt und damit zum Drehpunkt gemacht wird[3]). Wird aber bei einer Wurzel in normaler Verticallage die Spitze fixirt, so unterbleibt eine Krümmung in dem freien basalen Theil, weil sich die allein perceptionsfähige Wurzelspitze dauernd in stabiler Ruhelage befindet. Durch das Festhalten der Wurzelspitze in Horizontallage wird dagegen eine continuirliche geotropische Reizung und dadurch eine Krümmungsthätigkeit in der Actionszone bewirkt, durch die der basale Theil über die Verticallage hinausgeführt wird (II, p. 605, wo auch das analoge Verhalten des Cotyledons der Paniceen erwähnt ist).

In principieller Hinsicht verhalten sich analog die diageotropen Rhizome[4]), die sich sowohl bei aufwärts wie abwärts gerichteter Verticalstellung in einer labilen Gleichgewichtslage befinden und demgemäss bei einer weitergehenden Ablenkung nicht auf demselben Wege in die stabile Ruhelage zurückkehren. Ausserdem kommt eine Eigenthümlichkeit darin zum Ausdruck, dass bei einer Ablenkung nach oben die geotropische Reaction früher beginnt, dass also unter diesen Umständen die geotropische Excitation ansehnlicher ausfällt, als bei gleichstarker Ablenkung nach unten (Czapek, l. c.).

Ein analoges Verhalten findet sich bei den ebenfalls radiären Seitenwurzeln

---

1) Dem entspricht es, dass die Knoten der Grashalme eine negativ geotropische Reizung erfahren, wenn sie, unter demselben Winkel gegen die Horizontale, abwechselnd und jedesmal gleich lange in eine aufwärts und eine abwärts geneigte Lage gebracht werden. Es wurde dieses unter Verwendung der von Czapek für Wurzeln angewandten Methode von F. M. Pertz (Annals of Botany 1899, Bd. 13, p. 620) nachgewiesen.

2) Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 291. [M. H. Ricôme, Compt. rend. 1903, Bd. 137, 204.]

3) Ueber derartige Versuche vgl. z. B. Frank, Beiträge z. Pflanzenphysiologie 1868, p. 80; Noll, Heterogene Induction 1892, p. 22; B. P. G. Hochreutiner, Actes d. Congrès Botanique d. Paris 1900, p. 39. [Massart, l. c. 1902, p. 31.]

4) Czapek, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1895, Bd. 104, I, p. 1231.

1. Ordnung[1]), deren klinotroper Grenzwinkel durch die Reizwirkung der Schwerkraft bestimmt wird (II, p. 563, 597). Da die Ablenkung nach oben als stärkerer Reiz wirkt, so tritt eine entsprechende Krümmungsreaction auch dann ein, wenn die Seitenwurzel abwechselnd abgelenkt wird und zwar gleich lange und gleich stark nach oben und nach unten. Nach beiden Richtungen steigt mit der Lagenänderung die Excitation, die ihren Maximalwerth erreicht, wenn die aufwärts gerichtete Ablenkung annähernd 90° beträgt, wenn also der Winkel, welchen die Seitenwurzel mit dem Lothe bildet, ca. 150—160°, d. h. ungefähr derselbe ist, wie derjenige, bei welchem die maximale geotropische Excitation der parallelogeotropen Hauptwurzel eintritt. Da sich die Seitenwurzeln bei der Verticalstellung ähnlich verhalten, wie die diageotropen Rhizome, so muss bei einer Ablenkung nach unten die maximale geotropische Excitation schon bei einer Lagenänderung stattfinden, die geringer ist als der Grenzwinkel, der zumeist 60—80° beträgt. Denn die klinotropen Seitenwurzeln befinden sich nach Czapek (1898, l. c. p. 243) sowohl in der aufwärts, wie in der abwärts gerichteten Verticalstellung in der labilen Ruhelage, stimmen also in dieser Hinsicht mit den diageotropen Organen überein und unterscheiden sich von den parallelotropen Hauptwurzeln darin, dass es bei diesen nur eine labile Lage giebt.

Da die besprochenen Erfolge auf verschiedene Weise erzielbar sind, so lassen sich aus diesen wichtigen Reactionseigenschaften nicht ohne weiteres Schlüsse in Bezug auf das Zustandekommen der verschiedenartigen Ruhelagen oder auf die Reizprocesse ziehen, und man kann nicht behaupten, dass sich alle plagiotropen Organe gleich verhalten müssen. Dasselbe gilt für die dorsiventralen Organe, die darin übereinstimmen, dass sie sich nur in einer Lage im stabilen Gleichgewicht befinden (II, p. 551). Voraussichtlich steigt auch bei diesen die tropistische Excitation nicht in demselben Maasse, wenn gleichstark nach oben oder nach unten abgelenkt wird[2]). Es kann aber nur empirisch entschieden werden, in welcher Lage ein labiler Zustand besteht, und ob dieser bei allen dorsiventralen, plagiotropen Organen bei derselben Orientirung zum Loth eintritt.

§ 126. Fortsetzung.

Wie früher (II, § 77, vgl. auch II, p. 440) allgemein und auch in Bezug auf die Richtungsbewegungen (II, § 107—109) hervorgehoben wurde, vermögen wir aus den erkennbaren Bau- und Structurverhältnissen des Protoplasten nicht abzuleiten, warum einem Organe (Organismus) eine specifische Reizbarkeit zukommt oder abgeht. Ebenso ist auch bei den tropistischen Reizreactionen zur Zeit noch keine tiefere Einsicht in die perceptorischen und in die sich anschliessenden sensorischen Processe gewonnen. Wenn wir nun im Folgenden, im Anschluss an II, § 77 und 107—109, den derzeitigen Stand unserer Kenntnisse über die tropistischen Reizprocesse darzulegen versuchen, so sei zunächst nochmals daran erinnert, dass mit der besten Kenntniss der Reizbedingungen, des Perceptionsortes, der Leitbahnen und des Verlaufs der Bewegungsreaction der eigentliche physiologische Reizprocess noch nicht aufgeklärt ist.

---

1) Czapek, 1895, l. c. p. 1213; Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 244. Vgl. auch Schober, Bot. Ztg. 1897, p. 7.

2) Vgl. Czapek 1898, l. c. p. 195, sowie die in § 126 zu besprechenden Verhältnisse.

Falls also z. B. die geotropische Reizung auf der Senkung specifisch schwererer Körper, bezw. auf der hierdurch bewirkten Auslösung beruht (vgl. II. § 127), so ist nur ein vorbereitender Schritt (II, p. 359), also der interne Reizanstoss, näher präcisirt, eine tiefere Einsicht in den physiologischen Perceptionsvorgang aber ebensowenig gewonnen, wie durch die Ermittelung der Bedingungen für die thigmotropische Reizung (II, § 87, 89). Analog liegt die Sache, wenn der Galvanotropismus etwa darauf beruht, dass durch den galvanischen Strom im Organismus die Bedingungen für eine chemotropische Reizung hergestellt werden (II, § 154). Ferner würde immer nur eine Bedingung für die physiologische Perception ermittelt sein, wenn sich nachweisen liesse, dass der nächste Erfolg der einseitigen Beleuchtung oder einer anderen tropistischen Reizung in einer Veränderung der Oberflächenspannung bestände (vgl. II, § 137, 51).

Natürlich bedeutet eine jede derartige Zergliederung und Präcisirung einen wichtigen Fortschritt (I, p. 3), der somit auch gewonnen ist, wenn sich als näherer Erfolg der tropistischen Reizung (also als Glied der Reizungskette) eine Verlagerung im Protoplasma oder irgend eine fassbare Veränderung nachweisen lässt, durch welche des ferneren die Bewegungsreaction vermittelt oder veranlasst wird. Wie letzteres geschieht, ist dann immer noch eine offene Frage. Thatsächlich wird ebensowenig, wie durch die Constatirung der positiv oder negativ heliotropischen, chemotropischen etc. Reaction von Plasmodien, Schwärmzellen u. s. w. (II, § 145 ff.), durch die Feststellung einer Lagenänderung etc. im Protoplasma der vorausgegangene und veranlassende physiologische Perceptionsprocess aufgeklärt. Es ist übrigens wahrscheinlich, jedoch nicht sicher gestellt, dass in gewissen Fällen eine Verlagerung im Protoplasma in dem besagten Sinne die nähere Ursache einer Krümmungsbewegung wird. Jedoch ist nicht zu vergessen, dass eine Verlagerung (z. B. eine localisirte Plasmaansammlung) auch als Begleiterscheinung der tropistischen Reaction oder als Folge der realisirten Krümmung auftreten kann[1]).

Bei unserer Unkenntniss der sensorischen Vorgänge lässt sich nicht

---

1) Dass eine Plasmaansammlung auf der Concavseite bei geotropischen, heliotropischen, thigmotropischen etc. Krümmungen vorkommt, wurde von Kohl (Botanische Hefte von A. Wigand 1885, I. p. 161) und von Wortmann (Botan. Zeitung 1887, p. 803, 1888. p. 469, 1889, p. 491) festgestellt. Da eine solche Ansammlung nach Elfving (Zur Kenntniss d. Krümmungserscheinungen 1888, Sep. a. Oefversigt af Finska Vet. Soc. Förhandlingar Bd. 30); G. Bullot (Annales d. l. Soc. belg. d. Microscopie 1897, Bd. 31, p. 71); E. Mitschka (Ber. der Bot. Gesellsch. 1897, p. 164) erst nach dem Krümmen und ebenso nach einer gewaltsamen Beugung eintritt, so dürfte dieselbe nur die Folge der mechanischen Hemmungen sein, welche sich an der gekrümmten Stelle dem bewegungsthätigen Plasma entgegenstellen. (Vgl. auch Noll, Flora 1895, Ergzbd. p. 38; Haberlandt, Oestreich. Bot. Ztschr. 1889, p. 5.) Wortmann (l. c.; vgl. auch Godlewski, Botan. Centralbl. 1888, Bd. 34, p. 83) nimmt auch in den sich tropistisch krümmenden vielzelligen Organen eine durch Zuwanderung zu Stande kommende Anhäufung von Plasma in den Zellen der Concavseite an, die aber durch die Untersuchungen dieses Forschers nicht erwiesen ist und thatsächlich nicht stattzufinden scheint. Vgl. Noll, l. c. und Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1888, Bd. 1, p. 531; Kohl, Die Mechanik der Reizkrümmungen 1894, p. 27, 35. — Ueber sichtbare Vorgänge im Plasma bei geotropischer Reizung vgl. II, § 127. — Ein schönes Beispiel für Verlagerungen im Protoplasma bietet die durch Licht veranlasste Lagenänderung der Chloroplasten, II, § 146.

sagen, in wie weit die phototropischen, chemotropischen, geotropischen etc. (physiologischen) Perceptionsprocesse Besonderheiten bieten. Zudem ist unbekannt, ob bei den heliotropischen, chemotropischen, geotropischen etc. Reizungen der Perceptionsprocess immer in derselben Weise verläuft. Es wurde übrigens bereits auf diese Verhältnisse und ebenso auch darauf hingewiesen, dass zwar in dem Protoplasten keine specifischen, nur einem Zwecke dienende Sinnesorgane differenzirt sind, dass aber aller Voraussicht nach die differenten Organe und Bausteine des Protoplamas auch bei einer tropistischen Reizung in verschiedener Weise betheiligt sein dürften (II, p. 366).

So geht, wenigstens in gewissen Fällen, die Reizung ohne die directe Betheiligung des Zellkerns von statten (II, p. 367, § 154), und vermuthlich spielt die Hautschicht bei der Perception der tropistischen Reize eine hervorragende Rolle[1]. Freilich wird letzteres nicht durch die Thatsache erwiesen, dass tropistische Reizungen auch in Zellen vor sich gehen, in welchen nur die Hautschicht ruhend, das übrige Protoplasma aber in Strömung begriffen ist und desshalb fortwährend den Ort wechselt. Denn thatsächlich kann auch unter diesen Umständen durch eine einseitige (localisirte) Einwirkung (wie z. B. die unter gewissen Bedingungen eintretende localisirte Plasmaanhäufung zeigt) eine Constellationsänderung geschaffen werden, die sich bei Continuität der Einwirkung in allem Wechsel erhält, und direct oder indirect die tropistische Reizung ermöglicht oder verursacht. Auch die Erfahrungen, dass z. B. die Berührung zunächst die Hautschicht trifft, dass Zellen tropistisch reagiren, in denen das Protoplasma auf eine dünne Hautschicht reducirt ist, dass ferner die nur aus Hyaloplasma bestehenden Cilien Reize percipiren (II, § 154), gestatten keine sicheren Schlüsse. Denn es unterliegt ja keinem Zweifel, dass ebensowohl die Hautschicht, wie das übrige lebendige Cytoplasma reizbar und reactionsfähig sind. Ohnehin dürfte die Durchführung des ganzen Reizprocesses sehr gewöhnlich das Zusammenwirken der Hautschicht und des übrigen Cytoplasmas (oder auch des Zellkernes) erfordern, und möglicherweise ist in gewissen Fällen ein solches Zusammenwirken schon bei dem primären Perceptionsvorgang nothwendig. Uebrigens kommt auch der Hautschicht nur eine relative Ruhe und Stabilität zu. Zudem ergiebt sich aus der autogenen oder aitiogenen Veränderung der Sensibilität, dass auch die Reizfähigkeit (reizbare Structur) der Hautschicht veränderlich sein muss.

Es wurde schon wiederholt betont, dass auch der einfachste tropistische Reizerfolg eine complicirte Resultante ist (vgl. II, § 77, 117, 122), und vielleicht werden, häufiger als wir nachweisen können, durch die Einwirkung eines einzelnen Agens gleichzeitig verschiedene (tropistische, stimmungsändernde etc.) Reizungen vollbracht (vgl. II, § 108, 122 etc.). Factisch lässt sich aus dem Reactionsverlauf und Reactionserfolg nicht ersehen, ob sich einige oder zahlreiche perceptorische und sensorische Processe nebeneinander und nacheinander abspielen. Jedoch ist soviel gewiss, dass sich die Stimmung (die Eigenschaft) einer Zelle oder eines Organes (autogen oder aitiogen) derart ändern kann, dass der-

---

1) Noll, Naturwissenschaftl. Rundschau 1888, p. 43; Heterogene Induction 1892, p. 53; Czapek, Jahrb. f. wiss. Botan. 1898, Bd. 32, p. 281. [Noll, Biolog. Centralbl. 1903, Bd. 23, p. 418.]

selbe Reizanstoss entweder gar keine, oder eine positiv oder negativ parallelotrope, oder eine plagiotrope Orientirungsbewegung verursacht. Eine Veränderung der Gleichgewichtslage bei Steigerung der Reizintensität (II, § 124) kann somit ebensowohl durch die Modification der Reizstimmung (die ja vielfach eintritt), als auch dadurch bewirkt werden, dass gleichzeitig zwei antagonistische tropistische Reizungen stattfinden, die in ungleichem Grade zunehmen (II, § 108, 113, 122). Wenn letzteres in gewissen Fällen nachweislich zutrifft, so folgt daraus natürlich nicht, dass der Uebergang einer positiven in eine negativ tropistische Reaction etc. immer in dieser Weise erzielt werden muss[1]. Hiergegen spricht ohnehin die Erfahrung, dass in äquipotentiellen Zellen und Geweben (in dem autogenen Entwicklungsgang und in Folge äusserer Einflüsse) eine oder einige oder auch gar keine tropistischen Fähigkeiten ausgebildet und unter Umständen wiederum modificirt oder ausgeschaltet werden (II, p. 369, § 107). Uebrigens kann auch eine Maschine derart gebaut sein, dass derselbe Anstoss, je nach der internen Verstellung (Constellation), eine Vorwärts- oder eine Rückwärtsbewegung veranlasst, und es wäre möglich, den auslösenden Mechanismus so zu construiren, dass z. B. bei weiter gehender Drehung des Hebels, also bei Steigerung der Aussenwirkung, an Stelle der Vorwärtsbewegung eine Rückwärtsbewegung träte. Durch den Erfolg allein wird aber ebensowenig bei einer Maschine wie bei einer Pflanze angezeigt, ob die Umkehrung der Bewegung durch eine Umstellung in dem Empfangsapparate (in dem auslösenden Hebelwerk etc.) oder in den sich anschliessenden Vorgängen (Verkettungen) verursacht wird (vgl. II, § 122), welche letzteren bei dem Mechanismus durch Einschaltung von mechanischen oder elektrischen Uebertragungen und Auslösungen beliebig ausgedehnt und complicirt werden können.

Die obigen Erörterungen gelten nicht nur für die einzelligen, sondern auch für die vielzelligen Organe, bei welchen Complicationen z. B. dadurch entstehen, dass nicht alle Zellen activ sind oder sein müssen, und dass in den zu einem einheitlichen Ganzen verketteten Elementen die Reizstimmung und Reaction der einzelnen Zellen durch die wechselseitigen Beeinflussungen modificirt und regulirt werden (II, § 45, 46). Nur auf diese Weise ist es möglich, dass der Gewebecomplex wie ein einheitliches Organ reagirt, und dass z. B. in demselben, ebenso wie in einem einzelligen Organe, das Wachsthum auf der einen Seite beschleunigt, auf der antagonistischen Flanke aber verlangsamt wird (II, p. 373, § 129). Dass solches zunächst durch die von den sensorischen Processen ausgehende, directive Wirkung verursacht wird, tritt uns am anschaulichsten dann entgegen, wenn die Perceptions- und Actionszone räumlich getrennt liegen (II, § 128). Warum durch den dorsiventralen Bau weitere Complicationen geschaffen und warum unter diesen Umständen Krümmungsbewegungen häufig auch durch diffuse Reize verursacht werden, ist bereits an anderer Stelle allgemein besprochen worden (II, § 108 etc.).

---

1) Es ist natürlich auch möglich, dass sich gleichzeitig zwei tropistische Perceptionen abspielen, ohne dass dieses nachweisbar ist. Ferner haben wir II, § 88 gesehen, dass bei dorsiventralen Ranken auch der Oberseite eine ähnliche Sensibilität zukommt, wie der Unterseite, obgleich nur durch die Berührung der letzteren eine Krümmungsbewegung ausgelöst werden kann. Durch diese und andere Complicationen wird indess in principieller Hinsicht an dem Gesagten nichts geändert.

Wie schon früher (II, p. 557) bemerkt wurde, ist es nicht gerechtfertigt, mit de Vries und Sachs zu fordern, dass (auch bei radiären Organen) die durch einen einzelnen Reizanstoss veranlasste plagiotrope Orientirungsbewegung stets aus dem Antagonismus verschiedenartiger Bewegungsbestrebungen resultirt. Denn es ist nicht einzusehen, warum durch den directiven Einfluss einer einzelnen tropistischen Perception nicht ebensogut eine plagiotrope wie eine parallelotrope Gleichgewichtslage erzielbar sein soll (vgl. II, § 107, 109). Auch nöthigt der (autogene oder aitiogene) Uebergang von einer positiv in eine negativ gerichtete Orientirungsreaction nicht zu der Annahme, dass sich in der Zelle (bezw. in dem Gewebe) positiv und negativ reagirende Elemente (bezw. Zellen) vereint finden[1]. Sofern aber die Gleichgewichtslage aus zwei differenten Reizungen resultirt, so können diese sensorischen Erregungen sehr wohl derart zu einem einheitlichen motorischen Impulse zusammengefasst werden, dass nicht zwei besondere Bewegungsreactionen, sondern nur ein einheitliches Bewegungsstreben ausgelöst wird (II, p. 361, 555). Jedoch ist es auch dann erlaubt, in dem früher (II, p. 362) gekennzeichneten Sinne die Gleichgewichtslage als Resultante aus dem Zusammengreifen der entgegengesetzt oder gleichsinnig gerichteten Reizreactionen anzusprechen. In dem Obigen ist auch schon ausgesprochen, dass die Aenderung der tropistischen Gleichgewichtslage mit der Reizintensität durch das Zusammenwirken von zwei besonderen tropistischen Reizungen zu Stande kommen kann, aber nicht zu Stande kommen muss. Das gilt unter anderm auch für die plagiogeotropen Seitenwurzeln und die diageotropen Rhizome, deren geotropische Gleichgewichtslage Czapek[2] jetzt als den Erfolg einer einzelnen tropistischen Reizung ansieht, während er dieselbe früher[3] aus dem Zusammenwirken von positivem und transversalem Geotropismus zu erklären suchte.

Die Rücksichtnahme auf unser Auge oder auf andere hoch differenzirte Sinnesorgane zeigt am besten, dass mit der wichtigen und unerlässlichen Präcisirung und Localisirung des Perceptionsortes (II, § 118) noch keine Aufklärung der perceptorischen und sensorischen Processe gewonnen ist. Ebenso ist es klar, dass die realen Kenntnisse nicht erweitert werden, wenn man unser Auge, oder bei den Pflanzen die den Lichtreiz percipirenden Theile, als photisches Reizfeld, die die Schwerkraft percipirenden Partieen als geotropisches Reizfeld etc. bezeichnet. Denn wenn man von einem terminalen oder von einem einseitigen (dorsiventralen) etc. Reizfeld spricht, das für den Zustand der stabilen oder labilen Gleichgewichtslage senkrecht, parallel u. s. w. zu der Angriffsrichtung des Tropisticums orientirt ist, so werden damit die empirischen Erfahrungen nur in ein etwas anderes Gewand gekleidet.

Unsere theoretischen Vorstellungen werden aber damit nicht besser begründet, dass man unter bestimmten Voraussetzungen in der einzelnen Zelle oder in

---

1) Eine solche Annahme findet sich bei Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen 1880, II, p. 21. Vgl. hierzu auch Pfeffer, Osmotische Untersuchungen 1877, p. 211.

2) Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 248.

3) Czapek, Sitzungsber. d. Wien. Akad. 1895, Bd. 104, I, p. 1257. Vgl. Noll, Sinnesleben d. Pflanzen 1896, p. 86 (Separat. a. Bericht. d. Senkenberg. Naturforschend. Gesellsch. in Frankfurt). — Czapek stützt sich besonders auf das II, p. 632 besprochene, ungleiche Verhalten bei aufwärts und abwärts gerichteter Ablenkung aus der Gleichgewichtslage, ferner auf die Steigerung der positiv geotropischen Bewegung bei Zunahme der Centrifugalwirkung (II, p. 625). Dieses Verhalten kann natürlich nicht mit Sachs als die Folge eines schwächeren Geotropismus gedeutet werden, da die Seitenwurzeln nach einer abwärts gerichteten Ableitung selbstthätig in die plagiogeotrope Gleichgewichtslage zurückkehren (II, p. 563, 597, 634).

einem Gewebe eine Situation des Reizfeldes oder der Reizfelder construirt, die mit den realen Reactionen verträglich erscheint. Bei einem solchen Verfahren geht Noll[1]) von der unzulässigen Voraussetzung aus, dass die tropistische Gleichgewichtslage (bezw. die tropistische Reaction) schlechthin durch die Orientirung des supponirten Reizfeldes gegenüber der Angriffsrichtung der Schwerkraft, des Lichtes u. s. w. bestimmt sei. Thatsächlich belehrt uns aber doch ein Mensch, der durch die steigende Lichtintensität veranlasst wird, seinen Körper so zu drehen, dass das Auge von der Lichtquelle weggewendet wird, dass ohne eine Veränderung der Qualität und der morphologischen Lage des Auges (also des Reizfeldes) verschiedene Orientirungsbewegungen (Gleichgewichtslagen) ausgelöst werden können. Ebenso wie bei dem Menschen handelt es sich auch bei den tropistischen Reactionen der Pflanze (ohne psychische Mitte) um eine complexe Resultante. Nach den mitgetheilten Erfahrungen und Erörterungen kann es aber nicht zweifelhaft sein, dass eine Modification der Reaction und der Gleichgewichtslage sowohl ohne, als auch mit einer Veränderung der Constellation im perceptorischen Apparat (im Reizfeld) erzielbar ist, dass also die Orientirung nicht nur durch eine bestimmte und unveränderliche Orientirung des Reizfeldes gegenüber der Angriffsrichtung des tropistischen Reizes bemessen wird (vgl. II, § 127).

Man könnte übrigens in verschiedener Weise Apparate construiren, die gegenüber dem einseitigen Angriff von Licht, Schwerkraft, Contact etc. eine bestimmte Gleichgewichtslage einnehmen, und in denen, nach der Ablenkung aus dieser, vermöge ihres selbstregulatorischen Waltens Bewegungen ausgelöst werden, durch welche die bestimmte Orientirung gegen das äussere Agens wieder hergestellt wird. So wichtig die Rücksichtnahme auf Mechanismen ist, um vitale Vorgänge begreiflich erscheinen zu lassen und unserm Verständniss näher zu rücken, so können doch die Vorgänge im Organismus immer nur durch besondere Studien ermittelt und nicht nach den speciellen Einrichtungen und Fähigkeiten eines bestimmten Mechanismus beurtheilt werden[2]).

§ 127. Fortsetzung.

Zur Ergänzung der allgemeinen Betrachtungen soll im Folgenden noch mitgetheilt werden, was bei den verschiedenen Orientirungsreizungen in Bezug auf die specifischen Reizbedingungen und Perceptionsprocesse bekannt ist.

Thigmotropismus. Die specifische Sensibilität, auf welcher die Contact- oder Kitzelreizbarkeit beruht, wurde früher (II, p. 422, 436, 588) charakterisirt. Bei dieser Gelegenheit ist auch hervorgehoben, dass die Reizperception unmittelbar an der berührten Stelle stattfinden muss, da empfindliche Ranken

1) Noll, Heterogene Induction 1892, p. 18. — [Vgl. auch Fitting, Jahrb. f. wiss. Bot. 1903, Bd. 38, p. 619.]

2) Es ist dieses zwar an anderen Stellen (Bd. I, p. 6, 11 etc.) wiederholt ausgesprochen, doch sei gegenüber dem Verfahren Noll's (l. c.) nochmals daran erinnert. Vgl. auch Pfeffer, Die Reizbarkeit d. Pflanzen 1893, p. 22. — Uebrigens würde man Apparate auch so construiren können, dass bei Zunahme der Reizintensität oder infolge des (diffusen) Einflusses anderer Agentien eine Aenderung der (tropistischen etc.) Gleichgewichtslage einträte. Vgl. auch II, p. 637.

schon auf sehr sanfte Berührungen reagiren, welche nicht einmal an der direct betroffenen Stelle eine merkliche Deformation der Epidermisaussenwand hervorrufen. Somit liegt hier ein sehr lehrreiches Beispiel für eine localisirte Perception vor, welche durch die Reizfortpflanzung und Reizverkettung verursacht, dass die gegenüberliegende Flanke eine relative Wachsthumsförderung erfährt, dass also eine positiv thigmotropische Krümmung eintritt. Ferner ist sehr beachtenswerth, dass bei allseitig gleicher (diffuser) Berührung die ansehnliche transitorische Wachsthumsbeschleunigung unterbleibt, die also nur durch eine Reizung ausgelöst wird, welche zugleich eine Krümmungsbewegung hervorruft (II, p. 430). Dieser Erfolg tritt aber nicht nur bei den physiologisch radiären, sondern auch bei den physiologisch dorsiventralen Ranken ein. Wenn also bei diesen eine Krümmungsreaction durch die Berührung der einen, aber nicht der gegenüberliegenden Flanke ausgelöst wird, so ist die letztere doch in anderer Weise gegen Contactreiz, und zwar wiederum nur gegen die Berührung mit einem festen Körper, empfindlich. Ob nun durch diese besondere Reizbarkeit die Activirung der motorischen Thätigkeit, oder die Perception des Krümmungsreizes in der antagonistischen Flanke, oder die sich anschliessenden sensorischen Prozesse ausgeschaltet werden, müssen fernere Untersuchungen aufklären.

Dass es sich bei **Rheotropismus, Traumatropismus, Hydrotropismus** um specifische Sensibilitäten handelt, wurde früher (II, p. 592) besprochen. Bei dieser Gelegenheit ist auch dargelegt, wie sich diese tropistischen Reizungen unterscheiden, und was in Bezug auf die specifischen Reizbedingungen und Perceptionsvorgänge bekannt ist.

Geotropismus. Offenbar wirken Schwerkraft und Centrifugalkraft (II, § 111) nur indirect auslösend, d. h. dadurch, dass durch die (einseitige) Massenbeschleunigung Druck- und Verlagerungsverhältnisse geschaffen werden, welche die physiologische Reizung verursachen (II, p. 635). Dass hierzu nicht der wechselseitige Druck von Zellen und Geweben nothwendig ist, beweisen die geotropisch reagirenden einzelligen Organe und Organismen (II, § 111, 147). Ob aber in der sensibeln Zelle die durch die Verlagerung von Inhaltsmassen bewirkte Störung, oder die einseitige Druckwirkung von festen oder flüssigen Inhaltsstoffen als tropistischer Reiz empfunden wird, ist noch nicht endgiltig entschieden. Da es aber sehr wohl möglich ist, dass nicht in allen Fällen dieselben Verhältnisse obwalten[1], so kann man nicht behaupten, dass sich die Pflanzen in derselben Weise verhalten müssen, wie gewisse niedere Thiere, bei welchen die Wahrnehmung und Richtwirkung der Schwerkraft in bestimmten Sinnesorganen durch die Druckwirkung eines festen Körpers (Statolith, Otolith)

---

1) Vgl. z. B. Bd. II, p. 841. — Da durch »Geotropismus« nur der tropistische Reizanstoss bezeichnet werden soll (II, p. 547), so bleibt diese Benennung zu Recht bestehen, gleichviel ob die physiologische Auslösung im näheren auf eine Contactreizung oder eine andersartige Reizung hinausläuft. (Vgl. hierzu Verworn, Allgemeine Physiologie 1901, III. Aufl., p. 467.) Wir würden demgemäss z. B. auch von »Magnetotropismus« reden, wenn in Folge der Anziehungswirkung eines Magneten eine tropistische Reizung dadurch ausgelöst würde, dass im Inneren eines Organismus Eisentheilchen oder andere magnetische Körper umgelagert würden.

vermittelt wird. Uebrigens wird auch bei einem Menschen, den man auf den Kopf stellt, eine Störung und hierdurch eine Reaction veranlasst, die auf die Wiedergewinnung einer besseren Lage hinzielt. Ebenso wie dem Menschen geht, soweit wir beurtheilen können, auch den Pflanzen ein directes Wahrnehmungsvermögen für die Schwerkraft ab.

Dem Grundgedanken, dass die geotropische Bewegung durch die Vertheilung von Stoffen nach Maassgabe ihres specifischen Gewichts verursacht werde, begegnen wir bereits bei Knight[1]) und Hofmeister[2]). Der erstere stellte die Hypothese auf, der negative Geotropismus komme dadurch zu Stande, dass die Senkung des schwereren Nahrungssaftes an dem horizontal gelegten Sprosse eine bessere Ernährung der Unterseite und dadurch ein schnelleres Wachsthum dieser bewirke. Auf diese Weise lässt auch Hofmeister den negativen Geotropismus zu Stande kommen, während die positiv geotropische Bewegung dadurch entstehen soll, dass die specifisch leichteren Nährstoffe aufsteigen und durch die einseitige Anhäufung eine Wachsthumsbeschleunigung der Oberseite bewirken. Kleiden wir diese mechanistischen Auffassungen in ein modernes Gewand[3]), lassen wir also die Stoffe nicht direct ernährend, sondern nur auslösend wirken, so gelangen wir zu den neuerdings von Berthold[4]), Noll[5]), Němec[6]) und Haberlandt[7]) aufgestellten Hypothesen, die darin übereinstimmen, dass sie den

---

1) Knight, Philosophic. Transactions 1806, Pt. I, p. 104. — Nach einem Citate bei Treviranus (Physiologie 1838, Bd. 2, p. 599) wurde eine ähnliche Ansicht schon früher von Astruc ausgesprochen. — Dass es sich auch bei dem positiven Geotropismus um eine active Krümmungsthätigkeit, also nicht um eine plastische Senkung der Wurzel durch ihr Eigengewicht, handelt, wie Knight und einige Andere annahmen, ist aus II, § 128 zu ersehen.

2) Hofmeister, Allgemeine Morpholog. 1868, p. 629. — Diesen Erklärungsversuchen schliessen sich auch die im wesentlichen auf die Beobachtungen an Niederschlagsmembranen basirten Theorien von Traube (Bot. Ztg. 1875, p. 67, vgl. Pfeffer, Osmot. Untersuch. 1877, p. 215) und Cisielski (Cohn's Beiträge z. Biologie 1872, Bd. 2, Heft 2. p. 23) an, nach welchen hauptsächlich der durch das specifische Gewicht bewirkte Zug und die durch die begünstigte Ernährung bewirkte Verdickung der Membranen die Factoren sein sollen, aus welchen sich sowohl negativer als positiver Geotropismus erklären lassen. Ferner suchte Dutrochet (Annal. d. scienc. naturell. 1833, I. sér., Bd. 29, p. 413; Mémoires etc., Bruxelles 1837, p. 292) den positiven Geotropismus aus dem Zusammenwirken von endosmotischen Wirkungen, Spannungserscheinungen, Vertheilung der Nährstoffe nach dem specifischen Gewicht und den anatomischen Bauverhältnissen zu erklären. Dass sich aus letzteren die geotropische Fähigkeit nicht erkennen lässt, wurde von Mohl und von Hofmeister (Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 178) dargethan. Uebrigens erkannte Dutrochet, dass Schwerkraft und Licht nur auslösend wirken. Vgl. diesen Bd. II, p. 368.

3) Vgl. Bd. II, p. 368. Ferner Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 147.

4) Berthold, Protoplasmamechanik 1886, p. 73.

5) Noll, Heterogene Induction 1892. In jüngerer Zeit sprach Noll (Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 34, p. 502) aus, dass die Empfangsvorrichtung möglicher Weise in einer Centrosphäre mit einem Centrosom zu suchen sei. [Noll, Bericht. d. botan. Gesellsch. 1902, p. 403.]

6) B. Němec, Ber. d. botan. Gesellsch. 1900, p. 241; 1901, p. 310; Jahrb. f. wiss. Bot. 1901, Bd. 36, p. 80. [Bericht. d. botan. Gesellsch. 1902, p. 339.]

7) Haberlandt, Bericht. d. botan. Gesellsch. 1900. p. 261; 1902, p. 189. [Jahrb. f. wiss. Botan. 1903, Bd. 38, p. 447.] — Eine zusammenfassende Darstellung bei Jost. Biolog. Centralbl. 1902, Bd. 22, p. 161. — Falls die Reizung in dieser Weise stattfindet, taucht die Frage auf, ob die Reizauslösung durch die sich senkenden Körper auf einer

tropistischen Reizanstoss durch die physikalische Senkung der specifisch schwereren Körper, bezw. durch den hierdurch erzielten Druck, zu Stande kommen lassen. Abgesehen davon, dass bei der Pflanze die einzelne Zelle das percipirende Sinnesorgan ist, stimmt diese Ansicht im Princip mit den Erfahrungen über die Gleichgewichtsregulirung bei gewissen Thieren überein[1]). Denn diese läuft im wesentlichen darauf hinaus, dass in einem differenzirten Sinnesorgan (Statocyste, Otocyste) ein freibeweglicher Körper (Statolith, Otolith), dem Zuge der Schwere folgend, einen Druck auf die sensibeln Theile ausübt, die derart abgestimmt sind, dass nur bei einer bestimmten Lage des Statolithen stabiles Gleichgewicht besteht, dass also eine jede Ablenkung des Statolithen eine Bewegungsthätigkeit veranlasst, die auf die Wiederherstellung der Gleichgewichtslage des Statolithen und somit des Organismus hinarbeitet.

Während Noll sich nicht bestimmt über die Natur der sich senkenden Körper äussert, soll nach Němec und Haberlandt die Auslösung gewöhnlich durch Stärkekörner bewirkt werden, welche natürlich nicht bei Pilzfäden und denjenigen Organen in Betracht kommen können, die trotz Fehlens der Stärke geotropisch reagiren. Bis dahin ist aber weder in Bezug auf die Stärke, noch in Bezug auf andere Körper völlig sichergestellt, dass wirklich die geotropische Reizung in der besagten Weise zu Stande kommt. Ein sicherer Beweis ergiebt sich natürlich nicht aus der Thatsache, dass sich nach Umkehrung der Zelle Stärke und andere Inhaltskörper mit genügender Schnelligkeit senken (II, § 147). Die übrigen Argumente, die Němec (l. c.) dafür beibringt, dass die geotropische Auslösung in der Wurzelspitze durch die Senkung der Stärkekörner verursacht wird, sind nicht eindeutig[2]). Da aber ein ca. 1,5 mm langer Spitzentheil der Wurzel reizbar ist (II, p. 604), so kann die Fähigkeit zur Perception des geotropischen Reizes in der Wurzel nicht, wie Němec will, auf die stärkeführende Columella der Wurzelhaube beschränkt sein.

Auch die Beobachtung Haberlandt's[3])], dass die Sprosse gewisser Pflanzen, nachdem sie bei längerem Verweilen in niedriger Temperatur stärkefrei geworden sind (I, p. 514, 618), nicht mehr geotropisch reagiren, ihr früheres geotropisches Reactionsvermögen (zugleich mit der Regeneration der Stärke) in günstiger Temperatur aber wiedergewinnen, spricht zwar für die Statolithenfunction der Stärke, ist indess nicht ohne weiteres beweisend[4]). Denn der

---

analogen Sensibilität beruht, wie sie bei den thigmotropischen Ranken etc. ausgebildet ist. Sowie man aber nicht wissen kann, ob in den sensibeln Zellen der Ranken die Senkung eines festen Körpers eine tropistische Auslösung erzielen würde, ebenso kann man auch nicht fordern, dass eine Zelle, die in der besagten Weise geotropisch gereizt wird, auch auf einen äusseren Contact reagiren muss.

1) Vgl. Noll, Das Sinnesleben d. Pflanzen 1896, p. 71; A. Bethe, Biolog. Centralbl. 1894, Bd. 14, p. 95; J. Steiner, Centralbl. f. Physiol. 1898, Bd. 12, p. 775; J. Laudenbach, Centralbl. f. Physiol. 1900, Bd. 13, p. 586; P. Ilyin, Centralbl. f. Physiol. 1901, Bd. 14, p. 361; [Haberlandt, l. c. 1902, p. 448] und die an diesen Stellen citirte Literatur. — Besonders anschaulich und beweisend sind die Versuche A. Kreidl's (Sitzungsber. d. Wiener Akad. 1892, Bd. 101; 1893, Bd. 102), welche zeigen, dass sich gewisse Thiere gegenüber einem Magneten orientiren, wenn an Stelle der gewöhnlichen Otolithe winzige Stückchen von metallischem Eisen in die Ohrblase gebracht worden sind.

2) Jost, l. c.

3) Haberlandt, Ber. d. bot. Gesellsch. 1902, p. 193. [Jahrb. f. wiss. Bot. 1903, Bd. 38, p. 447.]

4) Inwieweit die Gesammtheit der Bd. II, § 99 besprochenen Veränderungen der geotropischen Gleichgewichtslage bei Erniedrigung der Temperatur mit einem Schwinden

Erfolg könnte auch durch andere Processe bedingt sein, die sich gleichzeitig mit der auf andere Ziele und Zwecke berechneten Rückbildung und Wiederbildung der Stärke abspielten. Die Reizstimmung, und zwar nicht nur die geotropische, wird aber offenbar vielfach durch niedrige Temperatur beeinflusst (vgl. II, § 99), und es ist sehr wohl möglich, dass in gewissen Fällen die tropistischen (oder auch andere) Sensibilitäten durch die längere Einwirkung der niedrigen Temperatur derart alterirt werden, dass sie nach der Wiederherstellung günstiger Aussenbedingungen nur allmählich und später als die Wachsthumsthätigkeit (vgl. II, p. 280) wiederkehren.

Die Versuche Haberlandt's[1]), die zeigen, dass die geotropische Reactionsfähigkeit der Stengelknoten von Tradescantia virginica erst aufgehoben wird, wenn die Rinde, mit Einschluss der Stärkescheide (die Haberlandt als das geotropische Perceptionsorgan ansieht), entfernt ist, sind desshalb nicht eindeutig, weil der Erfolg auch auf einem durch die Resection verursachten Stimmungswechsel beruhen kann[2]). Andererseits wird die fragliche Reizwirkung der Stärkekörner nicht dadurch widerlegt, dass die geotropische Reaction schon durch eine schwache Centrifugalwirkung (II, p. 622) ausgelöst wird, die keine merkliche Verlagerung der Stärkekörner verursacht, da ein gewisser Druckunterschied auch ohne eine auffällige Verlagerung der Stärke hergestellt wird[3]).

Eine einseitige Anhäufung des Protoplasmas, in der man etwa den näheren Anstoss der geotropischen Reizung vermuthen könnte (vgl. II, p. 635), scheint durch die gewöhnliche Intensität der Schwerkraft nicht, oder doch nicht in allen Pflanzen, verursacht zu werden (vgl. II, § 153). Denn die Plasmaansammlung, die Němec[4]) nach der Ablenkung der Wurzel aus ihrer Gleichgewichtslage, an

---

von Stärke verknüpft ist, wurde noch nicht untersucht. Andererseits ist noch nicht geprüft, ob es auch stärkefreie Objecte giebt, deren geotropische Sensibilität durch die Erniedrigung der Temperatur modificirt wird. Auch ist noch zu entscheiden, ob durch den Aufenthalt in niedriger Temperatur auch die phototropische etc. Sensibilität beeinflusst wird. Uebrigens sind auch Modificationen der geotropischen Sensibilität durch Beleuchtung und andere Eingriffe bekannt (II, § 121, 122). — [Einige Einwände gegen Haberlandt's Versuche bei Noll, Bericht. d. bot. Gesellschaft 1902, p. 423; ferner bei Fr. Darwin (Proceedings of the Royal Society 1903, Bd. 71, p. 362), welcher fand, dass durch die niedrige Temperatur auch die heliotropische Reaction, jedoch in einem schwächeren Maasse als die geotropische, abgeschwächt wurde.

1) Haberlandt, Ber. d. botan. Gesellsch. 1900, p. 269.

2) Vgl. Bd. II, p. 606, 613, sowie § 129, wo das Zusammenwirken der verschiedenen Gewebeschichten behandelt ist. Siehe auch Jost, l. c. p. 174.

3) Vgl. Jost, Biolog. Centralbl. 1902, Bd. 22, p. 176, sowie Haberlandt, Bericht. d. botan. Gesellsch. 1902, p. 191. An diesen Stellen ist auch dargethan, dass sich aus der kurzen Präsentationszeit bei intermittirender Reizung kein Argument gegen die Němec-Haberlandt'sche Hypothese ergiebt. — Natürlich würde bei Ausbildung einer geeigneten Fähigkeit auch der Aufstieg von Luftbläschen, überhaupt der Auftrieb specifisch leichterer Körper, in gleichem Sinne auslösend wirken können, wie die Senkung schwerer Körper. [Ueber den Einfluss von Stössen und Erschütterungen auf die Verlagerung der Stärke und auf die geotropische Auslösung vgl. Haberlandt, l. c. 1903, p. 489; Darwin, l. c. 1903, p. 366.]

4) Němec, Jahrb. f. wiss. Bot. 1901, Bd. 36, p. 147; vgl. Jost, l. c. p. 177. — Ueber das Auftreten gewisser Körperchen an der Spitze der Rhizoiden von Chara vgl. Giesenhagen, Bericht. d. bot. Gesellsch. 1901, p. 227; Jost, l. c. p. 173. [Němec, Bericht. d. botan. Gesellsch. 1902, p. 351.]

Stelle der von ihrem normalen Platze verschobenen Stärkekörner, auftreten sah, scheint mit dieser Stärkeverlagerung zusammenzuhängen.

Ferner ist zwar nicht unmöglich, aber nicht erwiesen, dass die geotropische Reizung durch den Unterschied des hydrostatischen Druckes ausgelöst wird, der z. B. an der Unterseite eines horizontal gelegten, einzelligen oder vielzelligen Organes (abgesehen von dem osmotischen Druck) um den Druck einer Wassersäule von der Höhe des Querschnittes des Organes vermehrt ist[1]). Auch ist noch fraglich, ob, wie P. Jensen[2]) annimmt, die geotactische Reizung frei schwimmender niederer Organismen darauf beruht, dass diese durch den mit der Höhe der Wassersäule abnehmenden Druck, also durch den Druckunterschied, veranlasst werden, eine bestimmte Orientirung zur Lothlinie anzunehmen.

Da in dem zu einer organischen Einheit verknüpften Gewebecomplex die einzelnen Zellen dem Ganzen untergeordnet sind und sein müssen (vgl. Bd. II, Kap. VII), so können auch in der geotropischen (ebenso in der heliotropischen etc.) Reaction nicht schlechthin die potentiellen (sensorischen und motorischen) Fähigkeiten der einzelnen Zellen zum Ausdruck kommen. Wenn somit in einem complexen, radiären Organe die Zuwachsbewegung in der convex werdenden Flanke beschleunigt, in der concav werdenden verlangsamt wird, in einer Mittellamelle aber unverändert bleibt (II, § 129), so folgt daraus durchaus nicht, wie es Noll[3]) will, dass den percipirenden Zellen eine derartige Vertheilung der Sensibilität (eine derartige Orientirung des Reizfeldes) zukommt, dass z. B. in den Zellen der Mittellamelle keine geotropische Reizung stattfindet. Thatsächlich wird doch auch in einem physiologisch radiären, einzelligen Organe durch die geotropische Reizung eine ähnliche Veränderung der Zuwachsbewegung veranlasst, und ohne Frage würde sich ebenso ein Gewebecomplex verhalten, der durch die Vereinigung solcher radiärer Zellen zu einer organischen Einheit gebildet wäre[4]). Uebrigens demonstrirt die tropistische Krümmung, die eine radiäre

---

1) Vgl. Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 149. — An diesem Orte ist auch (p. 146) dargethan, dass durch diesen geringen Druckunterschied das Wachsthum nicht rein mechanisch gefördert werden kann, wie es Sachs vermuthungsweise aussprach. — Aus diesen Stellen, sowie aus den Bemerkungen in der I. Aufl. der Physiologie, Bd. II, p. 331 ist zu ersehen, dass ich die geotropische Auslösung durch Druckwirkungen in der Zelle stets für möglich gehalten habe. Ich habe auch nicht (Die Reizbarkeit d. Pflanzen 1893, p. 24) die Noll'sche Druckhypothese abgewiesen, wie Jost (l. c. p. 326, 330) angiebt, sondern nur allgemein die Unzulänglichkeit von Noll's Interpretationen betont. [Die Existenz eines hohen osmotischen Druckes in den Zellen ist nicht, wie Noll (Bericht. d. botan. Gesellsch. 1902, p. 425) meint, ein Hinderniss, dass eine Druckdifferenz als Reiz wirkt.]

2) P. Jensen, Botan. Centralbl. 1893, Bd. 56, p. 21. Vgl. II, § 147.

3) Noll, Heterogene Induction 1892, p. 31. Vgl. auch Jost, l. c. p. 169. — Ein gleichsinniges Krümmungsstreben der einzelnen Zellen kann ohne eine gleichzeitige, entsprechende Wachsthumsdifferenz auf der concaven und convexen Seite keine Krümmung erzielen. Bd. II, p. 373. [Haberlandt, l. c. 1903, p. 470; Němec, l. c. 1902, p. 359.]

4) Es ist also nicht zulässig, wie es, ausser von Noll, auch von Němec und Haberlandt geschah, aus der realisirten Reaction eines Complexes auf die reale Vertheilung der Sensibilität in den einzelnen Zellen (bezw. an den Längswänden, Radialwänden etc.) zu schliessen. — Ebenso hat man keinen Grund anzunehmen, dass z. B. die einzelnen Zellen von Pandorina eine differente Anordnung der Sensibilität (des Reizfeldes) besitzen, weil sie bei der phototactischen Einstellung der Colonie verschieden gegen die Lichtrichtung orientirt sind (vgl. II, § 145). — Bei plagiotroper Lage sammeln sich natürlich die sich nach physikalischen Gesetzen senkenden Stärkekörner in den Ecken der Zellen an. Aus diesem Verhalten kann man aber

Ranke bei einer localen Contactreizung ausführt, dass die entsprechende Wachsthumsregulation durch die Reizverkettung, also ohne die directe tropistische Reizung der übrigen betheiligten Zellen erzielbar ist (II, § 88, p. 640). Das regulatorische Walten im Organismus ist aber ein sehr verwickeltes Problem (II, Kap. VII), und desshalb ist nicht anzunehmen, dass die tropistische Regulation allein durch die Druck- und Zugwirkungen erzielt wird, welche die Zellen vermöge ihres Gewichtes, ihrer Verkettung etc aufeinander ausüben[1]).

Wie ein jedes vitale Geschehen, so sind ohne Frage nicht nur die motorischen (II, § 129), sondern auch die sensorischen Vorgänge in irgend einer Weise mit chemischen Umsetzungen verknüpft, deren Berücksichtigung und Aufklärung unerlässlich ist, um eine nähere Einsicht in die geotropischen und andere tropistischen Reactionen zu gewinnen. Ein erster Schritt in diesen Bestrebungen ist von Czapek[2]) gethan, der erkannte, dass die tropistische Reizung (quantitative) chemische Veränderungen hervorruft, die sich schon vor dem Beginn der Reaction einstellen und aller Wahrscheinlichkeit nach in einer directen oder doch mindestens in einer indirecten Beziehung zu den ausgelösten sensorischen Processen stehen.

Zunächst constatirte Czapek, dass sich bei der geotropischen Krümmung der Wurzel schon vor dem Beginn der Krümmung ein chemischer Process vollzieht, der durch die Zunahme der Reductionswirkung auf alkalische Silberlösung, sowie durch die Verminderung der Oxydationswirkung auf leicht oxydable Reagentien (Guajac etc.) bemerklich wird. Diese Veränderung, die sich von der den geotropischen Reiz percipirenden Wurzelspitze (II, p. 604) bis in die Streckungszone ausbreitet, erreicht etwa bei Beginn der Krümmungsthätigkeit den Maximalwerth und nimmt dann allmählich ab, so dass ungefähr bei Vollendung der Krümmungsbewegung der Ausgangszustand wiederum hergestellt ist.

Aus seinen späteren Studien glaubt dann Czapek folgern zu können, dass die Silberreduction durch Homogentisinsäure bedingt sei, die im wesentlichen durch die Oxydation von Tyrosin zu entstehen scheine. Die Hemmung der Weiteroxydation der Homogentisinsäure durch die Formation einer Antioxydase[3]) wird aber als Grund dafür angesehen, dass die geotropische Reizung eine Zunahme der silberreducirenden Substanz hervorruft.

---

sachgemäss nicht schlechthin, wie es Němec (Bericht. der botan. Gesellsch. 1901, p. 310) thut, die plagiotrope Lage erklären.

1) Die diesbezüglichen Erörterungen von Czapek (Jahrb. f. wiss. Botan. 1898, Bd. 32, p. 236; Bericht. der botan. Gesellsch. 1901, p. (123)) sind von dem Bestreben geleitet, die Ursachen der nöthigen Regulation bei der geotropischen Krümmung eines Gewebecomplexes verständlich zu machen. Es ist das bei der Abweisung dieser Auffassungen zumeist nicht in genügender Weise berücksichtigt worden. Vgl. Noll, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 34, p. 465; Jost, Biolog. Centralbl. 1902, Bd. 32, p. 165.

2) Das im Text Mitgetheilte stützt sich auf Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 208; Bericht. d. botan. Gesellsch. 1901, p. (122), sowie auf weitere Erfahrungen, die mir von Czapek brieflich und mündlich mitgetheilt, und die inzwischen in den Berichten d. botan. Gesellsch. 1902, p. 454, 464; 1903, p. 229, 243 publicirt wurden. — Vgl. auch Noll, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 34, p. 485. — Ueber die Frage, ob die Athmungsthätigkeit bei der geotropischen Reizung gesteigert wird, siehe Bd. II, p. 618 und § 130.

3) (Ueber Antifermente vgl. Czapek, Bericht. d. bot. Gesellsch. 1903, p. 229.)

Das angegebene Resultat wurde nicht nur bei der geotropischen Reizung der Wurzel und einiger anderer Objecte, sondern auch bei der hydrotropischen Reizung der Wurzel, sowie bei der heliotropischen Reizung der Keimstengel einiger Pflanzen erhalten. Der Umstand, dass die Zunahme der Silberreduction nicht durch diffuse Beleuchtung, sowie nicht durch die tropistische Wirkung der Schwerkraft auf die ihrer Spitze ($1\frac{1}{2}$ mm) beraubte Wurzel hervorgerufen wird, zeigt, dass die fraglichen Processe irgendwie durch die tropistische Auslösung veranlasst werden. Dass dieser Erfolg bei allen Pflanzen und bei allen Reizungen identisch ausfällt, ist natürlich nicht nöthig. Falls aber derartige Veränderungen nachweislich von der tropistischen Reizung abhängig sind, so können sie als ein Indicium für diese auch dann dienen, wenn eine Bewegungsreaction desshalb nicht eintritt, weil das Organ nicht mehr bewegungsfähig ist, oder weil der Auslösungsprocess nicht bis zur Erregung der motorischen Thätigkeit fortschreitet[1]). Wenn aber, wie es Czapek in Bezug auf die geotropische Reizung der Wurzel fand, die Silberreduction in gleicher Weise in der convex und in der concav werdenden Hälfte zunimmt, so ist das zwar kein Beweis gegen den Zusammenhang mit der tropistischen Reizung, es lässt dieses aber vermuthen, dass die inäquale Wachsthumsbethätigung der antagonistischen Gewebe zunächst von anderen Vorgängen abhängt. Wie dem aber sei, jedenfalls wird die Erfahrung, dass die fragliche chemische Veränderung aus einer Anzahl einzelner Factoren resultirt, es ermöglichen, diese Factoren und damit gewisse Glieder des tropistischen Auslösungsprocesses näher zu bestimmen.

Phototropismus. Die auf einer Unterschiedsempfindung beruhende phototropische (und phototactische) Reizung erfordert zwar zunächst eine Lichtdifferenz (II, p. 630), indess hängt die Reizwirkung schon desshalb auch von der Lichtrichtung (dem Lichteinfall) ab, weil offenbar nur das in die Zelle oder in den Gewebecomplex eindringende Licht auslösend wirkt. Folglich muss, ebenso wie bei unserem Auge, der Reizeffect desselben Strahlenbündels (derselben Lichtintensität) verringert werden, wenn durch die Verkleinerung des Einfallwinkels mehr und mehr der Zutritt des Lichtes zu den sensibeln Theilen vermindert wird. Aus derartigen Beziehungen ist aber nicht ohne weiteres zu ersehen, ob die tropistische Reizung schlechthin durch die Lichtdifferenz (den Lichtabfall) oder durch die Lichtrichtung bewirkt wird, d. h. dadurch, dass die Lichtstrahlen das percipirende Organ unter einem bestimmten Winkel treffen und durchdringen. Eine sichere Entscheidung ist durch die bisherigen Untersuchungen nicht herbeigeführt. Wenn man bei dem Thermotropismus (II, § 114) nicht daran zweifeln wird, dass die Temperaturdifferenz (der Temperaturabfall) als Reiz wirkt, so kann man desshalb nicht fordern, dass die phototropische (und phototactische) Reizung in allen Fällen durch die Lichtdifferenz (den Lichtabfall) ausgeübt wird. Uebrigens spielt bei der Contactreizung (II, p. 436, 639) die Angriffsrichtung nur insofern eine Rolle, als sich die auslösende Deformation mit dem Angriffswinkel ändert. Ferner wird bei den chemotropischen (und chemotactischen) und osmotropischen (osmotactischen) Reizen offenbar nicht die Diffusionsrichtung, sondern die durch die Diffusionsbewegung erzielte und unterhaltene ungleiche Vertheilung des Stoffes als Reiz

1) Ein schönes Beispiel dafür, dass der tropistische Reiz percipirt wird, aber nicht zur Auslösung der motorischen Thätigkeit führt, bietet das Bd. II, § 88 besprochene Verhalten der Oberseite dorsiventraler Ranken gegenüber Contactreizen.

empfunden (II, § 154). In dieser Weise, d. h. durch die Herstellung einer bestimmten Vertheilung der chemischen Stoffe, dürfte auch die Orientirung gewisser Organismen zur Richtung des galvanischen Stromes zu Stande kommen. Auch wirkt die Richtung der Schwerkraft offenbar nur indirect, und zwar vielleicht dadurch orientirend, dass der Druck der sich senkenden Körper die Auslösung hervorruft (II, p. 640).

Bei Sachs[1]) und bei H. Müller[2]), welche die Lichtstrahlen vermöge der Richtung wirken lassen, werden eigentliche Beweise für diese Ansicht und ebenso eine genügende Zergliederung und Präcisirung des Problems vermisst[3]). Andererseits wird durch die Argumente Darwin's[4]), Wiesner's[5]), Oltmanns[6]) u. A. nicht erwiesen, dass nur die Helligkeitsdifferenz als Reiz empfunden wird. Insbesondere entsprechen die Erfolge, welche bei Anwendung eines mit Huminsäurelösung[7]) oder mit Tusche und Glyceringelatine[8]) gefüllten, spitzwinkligen Prismas erhalten werden, durchaus dem, was man unter allen Umständen erwarten muss. Denn wenn man nach der parallelophototropen Einstellung zwischen Lichtquelle und Pflanze ein solches Prisma einschaltet und dadurch bewirkt, dass nunmehr in dem Strahlenbüschel die Helligkeit (die Lichtintensität) senkrecht zur Fortpflanzungsrichtung des Lichtes abnimmt, so genügt, wie leicht einzusehen ist, eine geringe Krümmungsbewegung, um wiederum die Gleichgewichtslage herzustellen, um also zu erzielen, dass die Flanken (bezw. die symmetrischen Punkte der sensibeln Spitze) die gleiche Reizwirkung des Lichtes erfahren[9]). Lässt man aber ein solches Strahlenbüschel in einem schiefen Winkel gegen die Pflanze wirken, so erfolgt natürlich eine phototropische Bewegung auch dann, wenn das Prisma so aufgestellt ist, dass sich die Pflanze nach den minder hellen Regionen des Strahlenbüschels bewegen muss. Das geschieht unter diesen Versuchsbedingungen auch bei locomotorischen Organismen, deren Bewegungsrichtung ja durch die phototropische Einstellung der Körperachse bedingt ist[10]). Uebrigens tritt eine resultirende Bewegung nach dem schwächeren Lichte auch dann ein, wenn die Strahlen einer viel schwächeren Lichtquelle so gegen die Pflanze gerichtet werden,

---

1) J. Sachs, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1880, Bd. 2, p. 487.

2) H. Müller, Flora 1876, p. 92.

3) Vgl. Pfeffer, Osmotische Untersuchung. 1877, p. 213, ferner die I. Aufl. dieses Werkes, Bd. II, p. 331, und Unters. a. d. bot. Instit. zu Tübingen 1884, Bd. I, p. 478.

4) Ch. Darwin, Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 398.

5) Wiesner, Botan. Zeitung 1880, p. 456.

6) F. Oltmanns, Flora 1892, p. 183.

7) Vgl. Strasburger, Wirkung d. Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen 1878, p. 35.

8) F. Oltmanns, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 23, p. 416; Flora 1892, p. 183.

9) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiol. I. Aufl. 1881, Bd. 2, p. 373; F. Elfving, Die photometr. Bewegungen d. Pflanzen 1901 (Sep. Öfvertryck af Finska Vet. Soc. Förhandlingar Bd. 43).

10) Strasburger (l. c.) experimentirte in solcher Weise mit Schwärmzellen, Oltmanns (l. c.) mit freibeweglichen und mit festgewurzelten Pflanzen. Ein entsprechendes Resultat erhält man auch mit den auf einer Unterlage fortkriechenden Organismen, welche durch ein schiefwinklig auftreffendes Strahlenbündel phototactisch gereizt werden. — Die oben aufgeworfene Frage wird auch nicht durch die Experimente mit niederen animalischen Organismen entschieden, welche ebenfalls zeigen, dass die phototactische Schwimm- oder Kriechbewegung unter Umständen in ein minder intensives Licht führt. Vgl. über diese Versuche W. A. Nagel, Botan. Ztg. 1901, II. Abth., p. 289, und die an dieser Stelle citirte Literatur.

dass sie diese und die bisher allein wirksamen Strahlen senkrecht treffen. Ferner ist einleuchtend, dass nach dem Ueberstreichen einer Flanke mit Tusche (Darwin, l. c. p. 398) in einem (allseitig gleichen) diffusen Licht eine phototropische Bewegung eintritt, weil nunmehr an der überstrichenen Partie weniger Licht in das Innere gelangt (vgl. II, p. 357).

Eine Einsicht in den Perceptionsprocess, die eine Entscheidung der obigen Fragen gestatten könnte, steht uns nicht zu Gebote. Wir müssen es also dahin gestellt lassen, ob, wie es wohl möglich ist, das Licht zunächst eine chemische Reaction (vgl. II, p. 646), eine Veränderung der Oberflächenspannung [1]) oder irgend einen anderen Process veranlasst. Als nähere Ursache der phototropischen und phototactischen Reactionen ist auch bis dahin nicht eine Ansammlung oder Verlagerung im Protoplasma sichergestellt (II, p. 635). Die Vermuthungen, die heliotropische Krümmung sei die Folge davon, dass das Licht (direct) die Beweglichkeit des Protoplasmas herabsetze (Vines)[2]), oder die Dehnbarkeit der Zellhaut auf der beleuchteten Seite erhöhe (Wiesner)[3]), sind ohne Bedeutung. In historischer Hinsicht sei noch bemerkt, dass de Candolle[4]) die positiv heliotropische Krümmung durch das partielle Etiolement der Schattenseite zu Stande kommen lässt. Diese Ansicht wird schon dadurch widerlegt, dass auch nicht etiolirende Organe heliotropisch reagiren, dass ferner auch das Längenwachsthum negativ heliotropischer Organe im Dunkeln beschleunigt wird (II, p. 110), und dass, bei räumlicher Trennung der Perceptionszone, die phototropische Reaction ohne Beleuchtung der Actionszone eintritt (II, § 120). Beiläufig erwähnt sei noch die irrige Ansicht Wolkoff's[5]), nach welcher der negative Heliotropismus dadurch entsteht, dass durch die entsprechende Lichtbrechung und Lichtconcentration in dem Objecte die intensivste Beleuchtung auf die Schattenseite des Organes verlegt wird.

Es sei nochmals darauf hingewiesen, dass Phototropismus und Phototaxis Collectivbezeichnungen für die durch eine einseitige Beleuchtung erzielten Orientirungsbewegungen sind, die demgemäss in Bezug auf die mechanische Ausführung, die Reizvorgänge und die Reizbedingungen Verschiedenheiten bieten können und bieten[6]). Ausserdem ist auch schon betont, dass wir hier tonische, formative und andersartige Wirkungen der einseitigen oder allseitigen Beleuchtung nicht zu behandeln haben.

---

1) Natürlich könnte die Variation der Oberflächenspannung nur als auslösender Factor, nicht aber als directes mechanisches Betriebsmoment in Betracht kommen, wie das J. Loeb für die phototactischen etc. Bewegungen bei animalischen Organismen annimmt (Loeb, Einleitung in d. vergleichende Gehirnphysiologie 1899, p. 128; vgl. Nagel, Botan. Ztg. 1901, p. 294). — Es ist übrigens möglich, dass das Licht die Richtung physikalischer Gestaltungen beeinflusst, und neuerdings beobachtete G. Quincke (Annal. d. Physik 1902, IV. Folge, Bd. 7, p. 742) Wendungen gegen das Licht an den Fällungen, die kohlensaure Alkalien in Lösungen von Kalksalzen erzeugen.

2) Vines, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1878, Bd. 2, p. 145.

3) Wiesner, Heliotropische Erscheinungen im Pflanzenreiche 1880, II, p. 21; vgl. auch Godlewski, Bot. Ztg. 1879, p. 113, und dieses Buch, Bd. II, p. 113.

4) A. P. de Candolle, Physiologie végétale 1832, Bd. 3, p. 1083.

5) Wolkoff bei Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 293. Siehe auch Sachs, Lehrbuch d. Botanik 1874, IV. Aufl., p. 810.

6) Vgl. Bd. II, p. 356, 547. Ich muss dahingestellt lassen, ob es fernerhin practisch sein wird, etwa die durch Lichtdifferenz und die durch Lichtrichtung erzielten phototropischen Reactionen mit besonderen Namen zu belegen. Für die durch Helligkeitsunterschiede verursachten Orientirungsbewegungen hat Yerkes (vgl. Nagel,

Chemotropismus[1]. Besteht auch kein Zweifel, dass die chemotropische (ebenso die osmotropische) Reizung nur insofern von der Diffusionsbewegung und Diffusionsrichtung abhängen, als durch diese die Concentrationsdifferenz (das Concentrationsgefälle) geschaffen wird (II, p. 646), so ist doch schon fraglich, ob eine chemotropische Auslösung nur durch das Eindringen des specifischen Reizstoffes erzielt werden kann[2]. Denn wenn uns dieses wahrscheinlich dünkt, so ist doch nicht unmöglich, dass schon bei dem Contact des Chemotropicums mit der Hautschicht eine (inäquale) Modification der Oberflächenspannung, eine chemische Action etc. und damit der erste Act der Perception erzielt wird. Die Realität einer solchen Auslösung wird aber nicht damit erwiesen, dass es auch gute Reizstoffe giebt, die anscheinend nicht (oder doch nur schwer) in den Protoplasten eindringen, da die empirische Impermeabilität das Eindringen geringer Stoffmengen nicht ausschliesst (vgl. Bd. I, § 16), die zur internen Reizung ausreichen können.

Andererseits folgt aus der nachweislichen Aufnahme des Reizstoffes nicht, dass das Eindringen in jedem Falle nothwendig ist. Wenn dieses aber zutrifft, so ist damit noch nicht entschieden, ob sich die Perception während oder nach der Aufnahme des Reizstoffes vollzieht, und welcher Art die auslösenden Wechselwirkungen sind. Vermuthlich werden hierbei ebensogut verschiedene Modalitäten obwalten, wie bei der autogenen Regulation, bei welcher z. B. die mannigfachen und somit auch die (formativen und motorischen) dirigirenden Reizwirkungen theilweise durch den Consum der Nährstoffe und die hierdurch erzielte Vertheilungsdifferenz, theilweise durch die localisirte Production und die Zufuhr besonderer Stoffe u. s. w. gewonnen werden dürften (II, § 51, 52 etc.). Uebrigens ist der Traumatropismus ein Beispiel einer aitiogenen Orientirungsbewegung, bei welcher durch den äusseren Eingriff, d. h. durch den hergestellten Defect, die Bedingungen für die interne directive Regulation geschaffen werden (II, p. 590).

Osmotropismus[3]. Da die maximale osmotische Leistung zu Stande kommt, wenn der gelöste Körper nicht eindringt (I, § 24), so ist unter solchen Umständen die höchste osmotische Reizwirkung zu erwarten. Ob aber im näheren die inäquale Vertheilung der Wasserentziehung, oder des osmotischen Druckes, oder der Oberflächenspannung, oder des Eintritts und Austritts von Wasser (also der Wasserbewegung durch die Zelle, Bd. I, p. 252) u. s. w. als tropistischer Reiz empfunden wird, ist noch nicht aufgeklärt. Ausserdem ist nicht ausge-

---

Bot. Ztg. 1901, Abth. 2, p. 291, 298) die Bezeichnung »Photopathie« vorgeschlagen. — Ueber Phobophototaxis siehe Bd. II, § 142; über Photokinese und Photometrie vgl. Bd. II, p. 78, 356, 361; über Unterschiedsempfindung II, p. 630.

1) Vgl. II, § 117, und in Bezug auf Chemotaxis § 149, 151. In den zuletzt genannten Paragraphen ist auch erörtert, dass die von verschiedenen Stoffen veranlassten Reizprocesse nicht in allen Fällen übereinstimmen müssen, und dass unter Umständen ein Stoff zwei differente chemotactische Reizwirkungen ausüben kann.

2) Näheres bei Pfeffer, Untersuch. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1888, Bd. 2, p. 650; 1884, Bd. 1, p. 475.

3) Unsere Erfahrungen über diese Reaction sind hauptsächlich an freibeweglichen Organismen gewonnen, deren Osmotaxis in diesem Bande II, § 149—151 behandelt wird.

schlossen, dass eine tropistische Reizung durch die inäquale Vertheilung eines leicht eindringenden Stoffes im Inneren hervorgerufen wird, eine Vertheilung, die ja so lange anhält, als in dem Aussenmedium das Concentrationsgefälle erhalten bleibt.

Allerdings spricht eine Reihe von Erfahrungen an locomotorischen Organismen dafür, dass die leicht eindringenden Stoffe eine geringere oder auch keine negativ osmotropische Reizwirkung ausüben. Jedoch ist noch nicht entschieden, ob diese Annahme richtig ist. Zudem ist es nicht nöthig, dass die Osmotaxis in allen Fällen durch dieselben Auslösungsbedingungen und Auslösungsprocesse hervorgerufen wird. Es ist also nicht ausgeschlossen, dass es auch Organismen giebt, die gerade durch die leicht eindringenden Körper osmotropisch gereizt werden.

Dass Osmotropismus und Hydrotropismus auf denselben näheren Reizbedingungen beruhen könnten, dass aber nach den bisherigen Erfahrungen den beiden Tropismen specifische Sensibilitäten zu Grunde zu liegen scheinen, wurde schon früher (II, p. 592) besprochen.

Dass die **galvanotropische Reizung** vermuthlich durch die chemische Wirkung des elektrischen Stromes vermittelt wird, soll erst bei Behandlung der galvanotactischen Bewegungen (II, § 154) gezeigt werden.

Abschnitt IV.

Die mechanische Ausführung der tropistischen Bewegungen.

§ 128. Allgemeines über den Verlauf und die Ausführung der Bewegungen.

Da die Krümmungsbewegungen zumeist durch die entsprechende Lenkung des Wachsthums ausgeführt werden, so pflegt mit der Wachsthumsthätigkeit die Befähigung zur Realisirung einer tropistischen Krümmung zu erlöschen[1]). Mit der Ausbildung von Gelenken, die zu Variationsbewegungen befähigt sind, werden aber tropistische Variationskrümmungen ermöglicht, und thatsächlich scheinen die Gelenke, welche Schlafbewegungen (II, § 97) vollbringen, auch geotropisch und heliotropisch zu reagiren[2]).

Naturgemäss wird die Befähigung zu Nutationskrümmungen wiederherge-

---

1) Es wird hier die Kenntniss von Bd. II, § 78 vorausgesetzt.

2) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 63. Ueber Marantaceengelenke vgl. Schwendener 1896, Gesammelte Abhandlungen Bd. II, p. 203, 210; Debski, Anzeiger d. Akad. d. Wissensch. in Krakau, Juli 1895. — Für einzellige Organe sind heliotropische Variationskrümmungen nicht bekannt. — Ob in den Gelenken auch andere tropistische Sensibilitäten ausgebildet sind, ist nicht untersucht.

stellt, wenn das aus irgend einem Grund sistirte Wachsthum durch die autogene Regulation, durch besondere Aussenreize u. s. w. von neuem erweckt wird. So ist es zu verstehen, dass die Stengelknoten der Gramineen und einiger anderer Pflanzen, nachdem sie in der normalen Verticalstellung das Wachsthum eingestellt haben, durch Ueberführung in die Horizontallage zu einer negativ geotropischen Krümmung veranlasst werden[1]). (Fig. 72.) Denn dass es sich hierbei einmal um die Erweckung des Wachsthums und ferner um die Auslösung der geotropischen Krümmung handelt, ergiebt sich daraus, dass letztere unterbleibt, wenn die einseitige Wirkung der Schwerkraft am Klinostaten (II, § 111) eliminirt wird. Unter diesen Umständen wird aber die Wachsthumsthätigkeit ausgelöst[2]) und damit zugleich ermöglicht, dass der Grasknoten am Klinostaten



Fig. 72. Das gerade Halmstück von Triticum vulgare wurde mit dem unteren Ende, in horizontaler Lage, in feuchten Sand gesteckt. In 24 Stunden war dann die in der Figur dargestellte Krümmung im Knoten ausgeführt. Vgl. auch Bd. II, p. 14, Fig. 5.

bei einseitiger Beleuchtung eine positiv heliotropische Krümmung ausführt (Nach Versuchen im Leipziger Institut).

Aehnlich wie die Grasknoten verhalten sich nach Barth (l. c. p. 27) die Stengelknoten von Dianthus bannaticus, und nach Miehe[3]) reagiren auch die ausgewachsenen Stengelknoten von Tradescantia fluminensis etc. noch geotropisch. Bei den meisten Stengelknoten scheint indess die geotropische und heliotropische Reactionsfähigkeit mit dem (normalen) Stillstand des Wachsens verloren zu gehen. Ehe dieses geschehen ist, dürfte aber durch die tropistische Reizung häufig eine mehr oder minder ansehnliche Wachsthumsbeschleunigung hervorgerufen werden, die sich, und zwar in erheblichem Grade, auch bei der thigmotropischen Reizung solcher Rankenpartien einstellt, deren Wachsthum auf ein Minimum reducirt ist (II, § 88). Aehnliche Verhältnisse dürften öfters gefunden werden, z. B. bei manchen Blättern, die besonders da, wo gelenkartige Anschwellungen vorhanden sind, noch geotropisch und heliotropisch reagiren, wenn das Blatt seit

---

1) Lit. Sachs, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1872, Bd. 1, p. 204; de Vries, Landwirthschaftl. Jahrbücher 1880, Bd. 9, p. 473; Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistungen 1893, p. 390; R. Barth, Die geotropische Wachsthumskrümmung d. Knoten 1894, p. 30. Vgl. diesen Bd. II, p. 631.

2) F. Elfving, Ueber das Verhalten d. Grasknoten am Klinostat 1884 (Sep. a. Öfversigt af finska vetenschaps societetens förhandligar); Barth, l. c. p. 33.

3) H. Miehe, Jahrb. f. wiss. Bot. 1902, Bd. 37, p. 532.

Wochen oder seit Monaten ausgewachsen zu sein scheint[1]). Mit der Zeit erlischt diese Reactionsfähigkeit in allen Organen, auch bei den Grasknoten, bei denen die durch Reize activirbare Wachsthumsfähigkeit nur verhältnissmässig lange erhalten bleibt. Uebrigens kann sich jedes Organ nur bis zu einem gewissen Grad verlängern, und so vermag sich z. B. auch der Grasknoten nur einmal oder zweimal geotropisch zu krümmen. Indess scheint bei Wiederholung des geotropischen Hin- und Herkrümmens eine ansehnlichere Zuwachsbewegung erzielt zu werden, als bei Eliminirung der einseitigen Wirkung der Schwerkraft am Klinostaten.

In der Regel bleibt aber die tropistische Krümmungsthätigkeit auf die normalerweise wachsthumsthätige Region beschränkt[2]), und wird demgemäss, je nach der Ausdehnung dieser (II, § 3 u. 4), in einer längeren oder kürzeren Zone des vielzelligen oder einzelligen Organes ausgeführt. Jedoch ist nicht ausgeschlossen, dass sich die Krümmungsthätigkeit auch auf die angrenzende Region erstreckt, die in der stabilen Gleichgewichtslage ihr Wachsthum eingestellt hatte, wenn auch die Annahme Kohl's[3]), dass solches sehr gewöhnlich geschieht, durch die Versuche dieses Forschers nicht erwiesen wird. Uebrigens vermögen sogar ein- und mehrjährige Zweige von Aesculus, Tilia u. s. w., die völlig verholzt sind und ihr Längenwachsthum längst abgeschlossen haben, bei Ablenkung aus der Gleichgewichtslage mit der Zeit eine geotropische Krümmungsbewegung auszuführen[4]). Es wird dieses offenbar dadurch erzielt, dass die geotropische Reizung in dem Cambium und den jugendlichen Geweben ein entsprechendes Wachsthumsstreben erweckt, durch dessen Energie allmählich die Beugung der inactiven und verholzten Theile bewirkt wird.

Der tropistische Reactionserfolg ist natürlich immer von der perceptorischen, sensorischen und motorischen Excitation, sowie von der Actionsfähigkeit

---

1) M. Möbius, Festschrift f. Schwendener 1899, p. 40; P. Preuss, Die Beziehungen zwischen dem anatom. Bau und d. physiolog. Function d. Blattstiele und Gelenkpolster 1885. Vgl. auch A. B. Frank, Die natürl. wagerechte Richtung von Pflanzentheilen 1870, p. 50, u. II, § 132. Nach Preuss erwies sich ein 8 Monate altes Blatt von Codiaeum Wendlandi noch reactionsfähig.

2) Lit. Sachs, Flora 1873, p. 324; H. Müller, Flora 1876, p. 65; Wiesner, Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 45; Rothert, Cohn's Beiträge z. Biologie 1896, Bd. 7, p. 152. Für Pilze u. Rhizoiden vgl. Haberlandt, Oesterr. bot. Zeitschr. 1889, p. 3 d. Sep.; Zacharias, Ber. d. bot. Gesellsch. 1890, Generalvers. p. (57); Flora 1891, p. 489; Oltmanns, Flora 1897, p. 9; Steyer, Reizkrümmungen bei Phycomyces 1901, p. 6, 25.

3) Kohl, Mechanik d. Reizkrümmungen 1894, p. 13. Vgl. die Kritik von Rothert, Biolog. Centralbl. 1895, Bd. 15, p. 596. Es ist zu beachten, dass zur Erzielung einer Nutationskrümmung schon eine geringe Wachsthumsthätigkeit ausreicht.

4) Vöchting, Organbildung im Pflanzenreiche 1884, II, p. 85; Frank, Lehrbuch d. Botanik 1892, Bd. 1, p. 470; P. Meischke, Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 33, p. 363 Anmerk.; Jost, Bot. Ztg. 1901, p. 20; Baranetzky, Flora 1901, Ergzbd., p. 202, 213. [Wiesner, Sitzungsber. d. Wien. Akad. 1902, Bd. 111, Abth. 1, p. 796.] — Ueber Geoepitrophie und Geohypotrophie vgl. Bd. II. p. 125. — Die Angabe von Hofmeister (Pflanzenzelle 1867, p. 285, Botan. Zeit. 1869, p. 95), dass ausgewachsene Blattstiele von Hedera helix geotropisch reagiren, wird von Frank (Bot. Ztg. 1868, p. 614) bestritten. Ebenso dürfte zu prüfen sein, ob, wie Hofmeister (Pflanzenzelle 1867, p. 289) angiebt, die ausgewachsenen Blattstiele von Hedera und die ausgewachsenen Wurzeltheile von Ranunculus aquatilis zu heliotropischen Krümmungsbewegungen befähigt sind. — Ueber den Verlauf der Krümmung bei Fixirung der Spitze oder der Mitte eines Organes vgl. II, p. 605, 633.

abhängig (II, § 76, 78, 125 etc.)[1]. Demgemäss wird bei gleicher Excitation eine Nutationskrümmung im allgemeinen in den schnellst wachsenden Zonen früher beginnen, als in den älteren Partien, in welchen die Actionsfähigkeit mit der Verminderung und dem Erlöschen der Wachsthumsthätigkeit abnimmt und schwindet. Für den ferneren Verlauf und die endliche Gestaltung der tropistischen Nutationskrümmung kommen aber ausserdem verschiedene Factoren in Betracht. So die durch die Einkrümmung hervorgerufenen mechanischen Wiederstände und Gegenreactionen (II, § 77, 78), die Lagenänderung und die hierdurch bewirkte Veränderung der Angriffsrichtung des Reizanstosses (II, § 125), sowie die Verschiebung der Wachsthums- und Actionsfähigkeit mit dem Verlauf der Entwickelungsperiode (II, § 2 u. 3). Ferner begünstigt die geringe Dicke eines



Fig. 73. Impatiens glanduligera hat bei seiner geotropischen Aufkrümmung die verschiedenen Phasen *a—e* durchlaufen. Nach photographischen Aufnahmen.

Organes die Schnelligkeit der Krümmung (II, p. 379), die weiter durch das Eigengewicht der Organe je nach Umständen gefördert oder verlangsamt wird.

Wir haben aber nicht auf Besonderheiten und Einzelheiten einzugehen und beschränken uns darauf, in den Hauptzügen den Verlauf einer negativ geotropischen Krümmungsbewegung zu kennzeichnen, durch welche ein horizontal gelegter radiärer Spross in die verticale Gleichgewichtslage geführt (Fig. 73) wird[2]. Die Vertheilung der Actionsfähigkeit bringt es mit sich, dass die Krümmung in der am schnellsten wachsenden Region beginnt, und dass der Krümmungsbogen nicht

---

1) In Folge der grösseren Actionsfähigkeit pflegen etiolirte Stengel etc. schneller geotropisch u.s.w. zu reagiren. Vgl. Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen 1880, II, p. 7; H. Müller, Flora 1876, p. 91; Darwin, Bewegungsvermögen 1881, p. 417.

2) Vgl. z. B. Sachs, Flora 1873, p. 324; Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1873, Bd. 1, p. 453; Bd. III, Tafeln; H. Müller, Flora 1876, p. 88; Kohl, Mechanik d. Reizkrümmungen 1894, p. 11; Rothert, Cohn's Beiträge z. Biologie 1896, Bd. 7, p. 161, 210; P. Meischke, Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 33, p. 338. — Ueber die kinematographische Darstellung dieser Bewegungen vgl. Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 741.

genau kreisförmig ausfällt. Mit dem Fortschreiten der Krümmung wird aber der sich erhebende Spitzentheil der Verticalen genähert und demgemäss mehr und mehr der Reizwirkung der Schwerkraft entzogen. Jedoch krümmt er sich über die Verticale hinaus, weil einmal die geotropische Induction in ihm nachwirkt (II, § 123), und weil ferner die unteren Zonen, welche noch gegen die Verticale geneigt sind, fortfahren sich geotropisch aufzurichten. Der über die Verticale gekrümmte Spitzentheil erfährt dann eine entgegengesetzt gerichtete geotropische Reizung, und so wird erreicht, dass eine rückgängige Bewegung eintritt, die den Spitzentheil direct oder nach einigen Oscillationen[1]) gerade richtet. Auf diese Weise wird somit erzielt, dass schliesslich nur der basale Theil gekrümmt ist, in dem die Reaction verhältnissmässig spät begann und vielleicht nur langsam fortschritt.

Ebenso werden auch die in anderer Weise, z. B. die durch eine Torsion bewirkten Verschiebungen der Gleichgewichtslage wieder ausgeglichen. Wenn also, wie es oft zutrifft, nach der Umkehrung eines jugendlichen Blattes von Fraxinus, Robinia etc. die regulirende Orientirungstorsion zunächst im Spitzentheil des Blattes beginnt und allmählich nach der Basis fortschreitet, so wird der apicale Theil über die Ruhelage hinausgedreht und hierdurch eine ausgleichende Retorsion veranlasst[2]). Indem so die Torsion und die Retorsion basipetal die Blattspindel durchwandern, wird schliesslich nur im Basaltheil dieser eine Orientirungstorsion bestehen bleiben, wie z. B. leicht an den Blättern der Hängeesche zu sehen ist, die sich je um 180 Grad drehen müssen, um die normale Orientirung von Ober- und Unterseite zu gewinnen.

Aus dem Gesagten ergiebt sich ohne weiteres, dass aus der vollendeten Krümmung nicht zu ersehen ist, in welchem Grade die einzelnen Regionen bei der Krümmungsbewegung betheiligt waren. Beobachtet man indess den Beginn der tropistischen Krümmung, so zeigt sich, dass diese zumeist in der schnellst wachsenden Region ihren Anfang nimmt. Da aber, bei Zuleitung der Reizung von der geotropisch und heliotropisch sensibeln Spitze des Cotyledons von Avena etc. aus (II, § 120), die Excitation früher in den Geweben beginnt, welche an den perceptorisch thätigen Spitzentheil angrenzen, so ist es begreiflich, dass die Krümmung zunächst in diesen Geweben und erst ein wenig später in den etwas ferner liegenden, schnellst wachsenden Partieen bemerklich wird[3]). Ebenso beginnt bei einer geotropischen Reizung der Wurzel die Krümmung unterhalb des percipirenden Spitzentheils (II, p. 604)[4]). Jedoch hat die grössere Actionsfähigkeit der subapicalen Partieen zur Folge, dass sehr bald die stärkste Krümmung annähernd in der schnellst wachsenden Region zu finden ist. Es ist dieses auch aus Fig. 74 *B* zu ersehen, während Fig. 74 *C* zeigt, dass nach 8 Stunden die Hauptkrümmung bereits basalwärts gewandert, in der am ansehnlichsten verlängerten Zone 2—3 aber die geotropische Krümmung theilweise wieder ausgeglichen ist[5]).

---

1) Vgl. diesen Bd. II, p. 366; ferner Baranetzky, Flora 1901, Ergzbd., p. 145, 159. Es ist übrigens begreiflich, dass eine solche Ueberkrümmung und Oscillation nicht in allen Fällen bemerklich wird.

2) Schwendener und Krabbe 1892 (Schwendener's gesammelte Abhandlungen Bd. II, p. 288). Aehnliches findet an Blüthenstielen statt. Vgl. II, § 131, 132.

3) Ch. Darwin, Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 400, 437; Rothert, l. c. p. 163, 211.

4) Vgl. Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 361.

5) Näheres bei Sachs, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1874, Bd. 1, p. 440,

Nach den Beobachtungen von Sachs (l. c.), H. Müller (l. c.), Rothert (l. c.) werden ähnliche Verhältnisse bei den heliotropischen Krümmungen gefunden, bei welchen ebenfalls die ganze wachsthumsthätige Zone reactionsfähig zu sein[1]) pflegt. Insbesondere hat Rothert[2]) gezeigt, dass die Annahme Wiesner's[3]) nicht zutrifft, nach welcher der noch wachsende Basaltheil von Keimstengeln nicht heliotropisch reagiren, sondern nur eine mechanische Beugung durch die Last des sich krümmenden Theiles erfahren soll. Offenbar gilt das Gesagte in der Hauptsache auch für andere tropistische Krümmungen[4]), somit auch für den Thigmotropismus der Ranken (II, § 87).

Dass aber nicht in allen Fällen die ansehnlichste tropistische Reactionsfähigkeit mit der stärksten Zuwachsbewegung zusammenfällt, beweisen schon die Variationsbewegungen, sowie diejenigen Knoten u. s. w., die erst durch den tropistischen Reiz zur Wachsthumsthätigkeit angeregt werden (II, p. 651). Ausserdem hängt der Eintritt und die Ausgiebigkeit der Reaction stets auch von der tropistischen Sensibilität ab, die zuweilen zur Zeit des stärksten Streckungswachsthums nicht vorhanden ist oder doch in dieser Phase nicht den Maximalwerth erreicht (vgl. II, p. 609)[5]). Dieser dürfte z. B. bei den Knoten vielfach erst nach der Ueberschreitung des Hauptmaximums der grossen Periode (II, § 2)[6]) oder auch, wie bei den Knoten von Dianthus bannaticus (II, p. 651), erst nach Vollendung des normalen Wachsthums eintreten[7]). Ferner bringt es der Wechsel der Sensibilität mit sich, dass z. B. bei dem Stengel von Tropaeolum majus die positiv heliotropische Krümmung annähernd mit der Zone

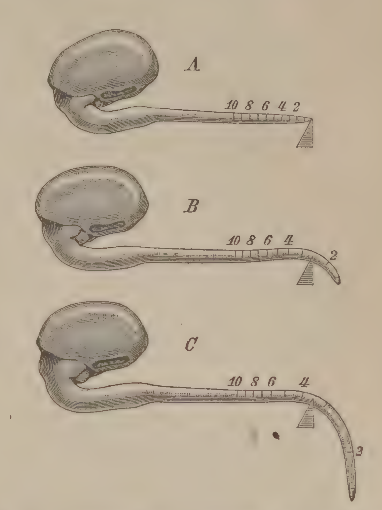


Fig. 74. Lupinus albus. Nachdem auf die Keimwurzel, in einem Abstand von 1 mm, äquidistante Marken aufgetragen waren, wurde dieselbe horizontal aufgestellt (A). Nach 3 Stunden waren die in Fig. B, nach 8 Stunden die in Fig. C dargestellten Veränderungen eingetreten. (Vgl. auch Bd. II, p. 9.)

454, 612; Cisielski, Cohn's Beiträge z. Biologie 1872, Bd. 1, p. 4; N. J. C. Müller, Bot. Ztg. 1869, p. 390. Die obwaltenden Verhältnisse wurden zuerst richtig erkannt von Frank (Beiträge z. Pflanzenphysiologie 1868, p. 10), während Hofmeister (Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 96) irriger Weise annahm, dass die Krümmung nicht in der sich am schnellsten verlängernden Zone stattfinde. Vgl. auch Bd. II, § 129.

1) Ueber das Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus vgl. Bd. II, p. 618.

2) Rothert, Cohn's Beiträge z. Biologie 1896, Bd. 7, p. 141, 152.

3) Wiesner, Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 45.

4) Ueber Traumatropismus vgl. J. B. Pollock, Botanic. Gazette 1900, Bd. 29, p. 17, 50; über Rheotropismus Juel, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 34, p. 530.

5) Wir haben hier nur Fälle im Auge, in welchen Perception und Reaction zusammenfallen. Wie bei räumlicher Trennung beider die Reizleitung für den Beginn der Krümmung in Betracht kommt, wurde schon oben berichtet.

6) Nach R. Barth (Die geotropischen Wachsthumskrümmungen d. Knoten 1894, p. 19) und Kohl (Mechanik d. Reizkrümmungen 1894, p. 21) ist solches bei den Knoten von Tradescantia der Fall.

7) Aehnlich wie die Knoten von Dianthus bannaticus dürften sich diejenigen einiger Gramineen verhalten.

des schnellsten Streckungswachsthums zusammenfällt, die negativ heliotropische Krümmung aber in älteren (noch wachsenden) Partien des Stengels ausgeführt wird[1]). Wie sich aber bei manchen Organen die tropistische Sensibilität erst in einer gewissen Entwickelungsphase einstellt (II, p. 609), so wird jene, und damit die tropistische Reaction, voraussichtlich in gewissen Fällen vor Abschluss des Längenwachsthums schwinden. Dagegen spricht natürlich nicht, dass Sachs, H. Müller u. A. bei den von ihnen untersuchten Objecten die ganze wachsthumsthätige Region reactionsthätig fanden. Andererseits ist bereits (II, p. 652) erwähnt, dass sich unter Umständen ausgewachsene Partieen an der tropistischen Krümmung betheiligen mögen.

Finden sich an einem Stengel etc. verschiedene Zonen, die vorwiegend oder allein reactionsfähig sind, so tritt natürlich die tropistische Krümmung vorwiegend oder allein in diesen räumlich getrennten Zonen ein (vgl. II, § 3). Letzteres ist z. B. bei dem Halme der Gräser der Fall, bei dem zwei oder einige Knoten zusammenwirken müssen, um den horizontal gelegten Halm geotropisch aufzurichten, da hierzu die Krümmungsfähigkeit eines einzelnen Knotens in der Regel nicht ausreicht (vgl. Fig. 72, p. 651). Ebenso pflegt bei anderen Pflanzen, welche Bewegungsknoten besitzen, die geotropische Aufrichtung durch die alleinige oder vorwiegende Bethätigung der actionsfähigen Knoten erzielt zu werden[2]).

Reactionsschnelligkeit. — Wie in Bezug auf den Reactionsbeginn (II, p 622), so bestehen auch in Bezug auf den zeitlichen Verlauf und die Amplitude der Krümmungsbewegungen grosse Verschiedenheiten. Am schnellsten arbeiten, wie bereits früher (II, p. 622) erwähnt wurde, die Ranken, die schon in wenigen Minuten eine weitgehende thigmotropische Krümmung auszuführen vermögen. Dagegen bringt z. B. ein sehr reactions- und actionsfähiger dünnerer Stengel, im günstigen Falle, im Laufe von einer bis einigen Stunden die geotropische Aufrichtung zu Stande, während dieses Ziel bei minder reactionsfähigen und dickeren Stengeln zuweilen erst nach einigen Tagen erreicht wird[3]). Natürlich wird auch die tropistische Bewegung vom Beginn bis zu einem Maximum beschleunigt, um dann allmählich wieder abzunehmen. Dabei rückt die Spitze entweder gleich-

---

1) Vgl. Bd. II, p. 577. Da in anderen Fällen die negativ heliotropische Krümmung zunächst in der schnellst wachsenden Region anhält, so möchte H. Müller (Flora 1876, p. 70, 93) zwei Arten von negativem Heliotropismus unterscheiden, wozu nach dem II, p. 547 Gesagten kein Grund vorliegt.

2) Die bevorzugte geotropische Krümmungsfähigkeit der Stengelknoten von Mercurialis bemerkte schon Bonnet, Nutzen d. Blätter 1762, p. 68. Ueber das Verhalten der Knoten verschiedener Pflanzen vgl. de Vries, Landwirthschaftl. Jahrbücher 1880, Bd. 9, p. 473; S. Rützow, Botan. Centralbl. 1882, Bd. 9, p. 81; Briquet, Monographie du Genre Galeopsis 1893, p. 60; R. Barth, Die geotropischen Wachsthumskrümmungen d. Knoten 1894; Kohl, Bot. Zeit. 1900, p. 1 (Tradescantia); M. Westermaier, Ueber gelenkartige Einrichtungen an Stammorganen 1901; H. Miehe, Jahrb. f. wiss. Botan. 1902, Bd. 37, p. 527 (Tradescantia). Ueber die heliotropische Empfindlichkeit einiger Knoten vgl. auch Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen 1880, II, p. 32. — Ueber die Knoten d. Gramineen siehe diesen Bd. II, p. 651.

3) Vgl. Sachs, Flora 1873, p. 327; Darwin, Bewegungsvermögen 1881, p. 436. Weitere Angaben finden sich in der in Bd. II, § 110 etc. citirten Lit. — Ueber heliotropische Krümmungen siehe z. B. H. Müller, Flora 1876, p. 88, und Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen 1878, I, p. 68 u. s. w. Auf die schnelle Reactionsfähigkeit von Variationsgelenken ist Bd. II, p. 622 hingewiesen. Verschiedene Mittheilungen über die Reactionsschnelligkeit bei anderen Tropismen sind in der Bd. II, § 110—118 u. s. w. citirten Literatur zu finden.

mässig oder ruckweise fort und beschreibt je nach Umständen entweder eine einfache oder eine verwickelte Raumcurve[1]).

Durch ein ausgelöstes Krümmungsstreben wird natürlich nur dann eine Krümmungsbewegung erzielt, wenn es die inneren und äusseren Widerstände erlauben. Die Steigerung der inneren Widerstände durch Verholzung u. s. w. hat demgemäss zur Folge, dass die actionsfähigen Gewebe nur eine geringe oder keine Krümmung ausführen. Ferner lässt sich durch die genügende Erhöhung des äusseren Widerstandes die Bewegung hemmen. Indem man mit geeigneten Apparaten den Gegendruck bestimmt, der zur Erzielung der Hemmung gerade ausreicht, gewinnt man ein Maass für die Energie, mit der die Krümmungsbewegung angestrebt wird[2]). Da die Nutationskrümmungen durch die entsprechende Vertheilung der Wachsthumsthätigkeit bewirkt werden (II, § 129), so ist es begreiflich, dass durch die Krümmungsthätigkeit, ebenso wie durch die (geradlinige) Wachsthumsthätigkeit (gleiches gilt für die Variationsbewegungen), eine sehr hohe Aussenleistung vollbracht werden kann. Das ist schon daraus zu ersehen, dass ein horizontal gelegter Spross bei der negativ geotropischen Erhebung das verhältnissmässig ansehnliche Eigengewicht zu heben, also ein hohes statisches Moment zu überwinden hat.

Zumeist muss das aus dem Eigengewicht entspringende statische Moment um das 4—30fache gesteigert werden, um die angestrebte Krümmung aufzuhalten[3]). Es wird also unter normalen Verhältnissen in zweckentsprechender Weise nur ein Theil der maximalen Leistungsfähigkeit in Anspruch genommen, und es ist desshalb verständlich, dass die Krümmungsschnelligkeit häufig nicht merklich vermindert wird, wenn das normale statische Moment um $\frac{1}{4}$ erhöht oder auf das Doppelte gebracht wird (Meischke, l. c. p. 364). Diese Verhältnisse sind übrigens bereits Bd. II, p. 145 in Bezug auf die Ueberwindung von Widerständen durch die Wachsthumsthätigkeit erörtert worden. Bei dieser Gelegenheit ist auch darauf hingewiesen, dass es sich in prinzipieller Hinsicht um ein ähnliches regulatorisches Walten handelt, wie bei einem Menschen, der durch eine geringe Last nicht verhindert wird, in der bisherigen Schnelligkeit bergauf zu gehen, während ihn eine grössere Last nöthigt, langsamer zu steigen, um die höhere Arbeitsleistung zu vollbringen.

Eine geotropische Hebung ist natürlich unmöglich, wenn der Spross etc. durch sein eigenes Gewicht herabgebogen wird[4]). Da aber mit der Länge des Organes das statische Moment zunimmt, so kann sich, wie es z. B. an dem überhängenden Spross der Windepflanzen zutrifft, eine mechanische Beugung an der Basis einstellen, während der apicale Theil sich geotropisch aufrichtet (II, § 84, 85). Unter solchen Umständen nimmt also der Spross

---

1) Ch. Darwin, l. c. p. 358, 434.

2) Vgl. II, p. 144, 378. — Ueber Dynamometer siehe Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 9; Druck- und Arbeitsleistungen 1893, p. 251; dieses Buch, Bd. II, p. 146; P. Meischke, Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 33, p. 345.

3) Meischke, l. c. p. 362.

4) Vgl. Bd. II, § 15, 16.

eine ∼ Form an, die bei genügender Steigerung der Centrifugalkraft auch bei Organen eintritt, die sich unter normalen Verhältnissen vollständig geotropisch aufrichten[1]).

Schon früher (II, p. 55) wurde auf das relativ hohe statische Moment hingewiesen, das horizontal liegende Organe zu tragen und bei der geotropischen Krümmung zu überwinden haben. Dieses statische Moment kann z. B. für die basale Wachsthumszone des Blüthenschaftes der Hyacinthe 6 Kilo, für den untersten Knoten eines abgeblühten Gerstenhalmes 5 Kilo, eines Maisstengels 130 Kilo betragen[2]). Weitere Zahlenwerthe finden sich bei Meischke (l. c.), bei dem, ausser der normalen Inanspruchnahme, auch die maximale Leistungsfähigkeit (bemessen durch den gegen eine unverrückbare Widerlage entwickelten Druck) angegeben ist. In den meisten Fällen ist nach Meischke die normale Inanspruchnahme derart, dass auch der basalen Bewegungszone die geotropische Aufkrümmung möglich ist. Das ist aber z. B. nicht der Fall bei dem untersten Halmknoten von Avena, der erst in Action zu treten vermag, wenn durch die Krümmungsthätigkeit der oberen Knoten eine gewisse Aufrichtung des Halmes und damit eine Verminderung des gegen den unteren Knoten wirkenden statischen Momentes erzielt ist (Meischke, l. c. p. 360). Uebrigens ist zu beachten, dass im allgemeinen mit der Einkrümmung die inneren Widerstände zunehmen, also die äussere Leistungsfähigkeit abnimmt, und dass bei den meisten Grashalmen die völlige Aufrichtung nur durch das Zusammenwirken einiger Knoten möglich ist.

Es ist begreiflich, dass z. B. die verhältnissmässig dünnen Frucht- bezw. Blüthenstiele durch das Gewicht des Apfels, der Blüthe von Galanthus, von Fuchsia etc.[3]) mechanisch herabgebogen werden, während bei Papaver (und in den meisten Fällen) der Blüthenstiel die ziemlich schwere Knospe zu tragen und desshalb sowohl eine positiv, wie eine negativ geotropische Bewegung auszuführen vermag (II, p. 564). Durch eine positiv geotropische Reizung wird auch die (active) Abwärtskrümmung der Wurzel erzielt (II, p. 563, 640), in welcher Knight[4]), Hofmeister[5]) und neuerdings Saposhnikow[6]) und Letellier[7]) nur den Erfolg einer (passiven) plastischen Beugung sehen wollen, die durch das Eigengewicht des Spitzentheils

1) Frank Schwarz, Untersuch. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1881, Bd. 1, p. 80. Vgl. auch dieses Buch, Bd. II, p. 123. — Ueber die ∼ Form vgl. auch Baranetzky, Flora 1901, Ergzsbd. p. 186.

2) Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1893, p. 395; Meischke, Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 33, p. 337. — Ueber die geotropischen Leistungen in Variationsgelenken siehe Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 145.

3) Vgl. z. B. Vöchting, Die Bewegungen d. Blüthen u. Früchte 1882, p. 192. [Wiesner, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1902, Bd. 111, Abth. 1, p. 744.]

4) Knight, Philosophical Transactions 1806, I, p. 104. Auch Bazin scheint, nach den Angaben Duhamel's (Naturgesch. d. Bäume 1765, II, p. 109), eine ähnliche Erklärung wie Knight versucht zu haben.

5) Hofmeister, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 102. Auch die ferneren Versuche Hofmeister's (Bot. Ztg. 1868, p. 273, u. 1869, p. 57) sind nicht geeignet, seine Theorie gegenüber den widerlegenden Thatsachen zu stützen. Wigand's Ansicht (Botan. Unters. 1854, p. 3), dass die Abwärtskrümmung der Wurzel durch die sackartige Erweiterung der nach unten gewandten Zellen zu Stande komme, ist, wie schon Hofmeister (Jahrb. f. wiss. Bot. III, p. 80) bemerkte, unhaltbar.

6) W. Saposhnikow, Botan. Jahrb. 1887, I, p. 225.

7) A. Letellier, Essai de statique végétale 1893.

bewirkt wird. Die Unhaltbarkeit dieser Auffassung ergiebt sich ohne weiteres daraus, dass die sich geotropisch krümmende Wurzel nach den Versuchen verschiedener Forscher[1]) gegen eine Widerlage einen Druck ausübt, der das Gewicht des Spitzentheils weit übertrifft. Ebenso wird die active Krümmungsthätigkeit dadurch erwiesen, dass die sich geotropisch krümmende Wurzel, unter Ueberwindung des Auftriebes, in das specifisch schwerere Quecksilber eindringt[2]).

Eine sehr hohe Druckwirkung kann freilich nicht erzielt werden, weil die wachsthumsthätige Partie der Wurzel vermöge ihrer plastischen Eigenschaften leicht ausbiegt[3]). Immerhin vermag die freie Keimwurzel von Vicia faba bei senkrechtem Auftreffen einen Druck von 13 g, bei schiefem Auftreffen einen Druck von 1,5—2,2 g zu entwickeln (Pfeffer, l. c.). Dass aber bei Verhinderung des Ausbiegens eine hohe Aussenleistung zu Stande kommt, ist schon früher (II, p. 145) mitgetheilt. Mittelst des in Fig. 22 (Bd. II, p. 146) abgebildeten Apparates (aber auch mittelst der von Johnson, Frank etc. angewandten Methoden) lässt sich der von der freien Wurzelspitze ausgeübte Druck ermitteln.

In welcher Weise die Bewegungsenergie und die hohe Aussenleistung gewonnen werden, ist früher erörtert[4]). Ebenso ist dargelegt, unter welchen Bedingungen Krümmungen zu Stande kommen, und dass durch die Ermittlung des Druckes, der zur Aequilibrirung der Krümmungsenergie nöthig ist, noch nicht diejenige Aussenleistung bestimmt ist, die in den activen Elementen entwickelt wird[5]). Denn einmal muss die Leistung dieser mit der Abnahme des activen Querschnitts, also mit der Zunahme passiver Elemente, zunehmen[6]), und ferner ist zur Aequilibrirung der Krümmungsenergie ein um so höheres statisches Moment nöthig, je mehr die activen Elemente der bewegungsthätigen Zone in die Peripherie gerückt sind, je länger also der Hebelarm ist, an dem sie angreifen (vgl. II, p. 378).

Da sich eine tropistische Reaction allmählich entwickelt, so kommt auch die maximale Druckleistung gegen eine unverrückbare Widerlage erst mit der Zeit zu Stande[7]). Wird dann die Widerlage beseitigt, so tritt durch den Ausgleich der elastischen Spannungen sogleich eine gewisse Krümmungsbewegung (Schnellbewegung) ein, die bei Variationsbewegungen ansehnlicher zu sein pflegt, als bei Nutationsbewegungen[8]). Denn bei diesen wird entweder durch die Plasticität der Gewebe (der Wandungen) (II, p. 72), oder durch die Hemmung und Regulirung der Wachsthumsthätigkeit das Zustandekommen einer hohen elastischen

---

1) Johnson, Linnaea 1830, Literaturberichte p. 148; Frank, Beiträge z. Pflanzenphysiologie 1868, p. 21, 35; N. J. C. Müller, Botan. Ztg. 1871, p. 719; Sachs, Arbeit. d. botan. Instit. in Würzburg 1873, Bd. 1, p. 450; Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1893, p. 271; M. Wachtel, Botan. Centralbl. 1895, Bd. 63, p. 309; P. Meischke, Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 33, p. 366.

2) Sachs, l. c. p. 431, 451, u. die an dieser Stelle citirte Lit.

3) Vgl. Pfeffer, l. c. p. 270; dieses Buch Bd. II, p. 64, 378.

4) Bd. II, § 35. Näheres bei Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1893; Studien zur Energetik d. Pflanzen 1892.

5) Vgl. Bd. II, § 78, u. die an dieser Stelle citirte Literatur. Vgl. auch Bd. II, § 78, 91, 104.

6) Ueber active und passive Elemente vgl. Bd. II, § 129.

7) Vgl. auch Bd. II, § 35. Ueber die Arbeitsleistung beim Bewegen vgl. Bd. II, Kap. XVI.

8) Die tropistischen Krümmungen einzelliger Organe zeigen, dass bei diesen Reactionen eine Gewebespannung nicht nöthig ist, die natürlich in Geweben immer eine Rolle spielt (vgl. z. B. Pfeffer 1893, l. c. p. 426). Hofmeister's Annahme, dass zu dem

Spannung in den antagonistischen Geweben mehr oder weniger verhindert. Demgemäss pflegt die angestrebte tropistische Krümmung nach der Beseitigung der Widerlage nur allmählich ausgeführt zu werden[1]).

§ 129. Weiteres über die Krümmungsmechanik.

Bei der allgemeinen Besprechung der Krümmungsmechanik (II, § 78) ist nebenbei auch auf die mechanische Ausführung der tropistischen Krümmungen hingewiesen, die wir im Anschluss an II, § 78 nunmehr etwas näher zu betrachten haben.

In Bezug auf die Variationsbewegungen folgt aus der Erfahrung, dass die Biegungsfestigkeit (II, p. 378) des Gelenkes constant bleibt, wenn das Blatt der Bohne, nach dem Umkehren der Pflanze (II, Fig. 61, p. 569), eine ansehnliche, negativ geotropische Krümmung ausführt, dass sich die Expansionsenergie in den beiden antagonistischen Gelenkhälften in entgegengesetzter Weise ändert, dass also die Expansion in der (comprimirten) zenithwärts gewandten Hälfte abnimmt, in der erdwärts gewandten Hälfte aber zunimmt[2]). Denn in jedem anderen Falle (vgl. II, p. 372) hätte eine merkliche Veränderung der Biegungsfestigkeit eintreten müssen, da die Kraft, mit welcher die geotropische Krümmung angestrebt wird, einer Energieentwickelung von 1—2 Atmosphären entspricht (vgl. II, p. 397, 522). Zudem ergaben die plasmolytischen Untersuchungen Hilburg's[3]), dass nach dem Umkehren der Bohne der Turgor in der nunmehr aufwärtsgewandten Gelenkhälfte sinkt, in der erdwärts gewandten Hälfte aber zunimmt. Die gefundene Differenz von ca. 1 Procent Kaliumnitrat (I, p. 129) ist aber mehr als ausreichend, um die angegebene geotropische Bewegungsenergie zu Stande zu bringen. In analoger Weise wird nach Hilburg auch die heliotropische Krümmung der Bohnengelenke bewirkt.

Wie bei einer Nutationskrümmung, die immer eine Verschiebung der relativen Zuwachsbewegung in den antagonistischen Geweben anzeigt, können auch bei den tropistischen Krümmungsbewegungen schon darin Verschiedenheiten bestehen, dass gegenüber der bisherigen Wachsthumsschnelligkeit das Wachsthum der Mittellamelle (das Mittelwachsthum) constant bleibt oder gesteigert oder verlangsamt wird. Thatsächlich tritt bei der thigmotropischen Reaction der Ranken eine ansehnliche transitorische Beschleunigung des Mittelwachsthums ein (II, § 88), während bei der geotropischen und heliotropischen Krümmung, nach den bisherigen Untersuchungen (Sachs, H. Müller), in vielen Fällen das Mittelwachsthum etwas verlangsamt zu werden scheint. Bei den Grasknoten,

---

Zustandekommen von negativem Heliotropismus eine hohe, zum Zustandekommen von positivem eine geringe Gewebespannung nöthig sei, ist aus unklaren Vorstellungen über die Bedeutung der Gewebespannung entsprungen und stimmt mit den empirischen Erfahrungen nicht überein.

1) Literatur: Sachs, Flora 1873, p. 207; de Vries, Sur l. causes d. mouvements auxotoniques 1880, p. 14 (Separat. a. Archives Neerlandaises Bd. 15); Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistungen 1893, p. 402 u. s. w.

2) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 140, 145.

3) C. Hilburg, Untersuch. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1881, Bd. I, p. 31.

und offenbar auch bei den Stengelknoten verschiedener anderer Pflanzen, ist indess die geotropische Krümmungsbewegung mit einer ansehnlichen Beschleunigung des Mittelwachsthums verknüpft (II, p. 654). Jedoch ist noch nicht untersucht, ob eine solche Beschleunigung auch im Vergleich zu denjenigen Grasknoten besteht, bei denen am Klinostaten die (krümmungslose) Wachsthumsthätigkeit erweckt ist (II, p. 126, 654). Die analoge Frage ist auch noch nicht für diejenigen Knoten entschieden, die zwar schon in normaler Verticalstellung wachsthumsthätig sind, bei denen aber die Zuwachsbewegung nicht nur bei der geotropischen Krümmung beschleunigt wird, sondern augenscheinlich auch dann, wenn die Objecte in horizontaler Lage am Klinostaten gedreht werden. Uebrigens ist es nicht nöthig, dass z. B. bei allen geotropischen Bewegungen dieselben Wachsthumsverhältnisse obwalten (vgl. II, p. 372).

Wie schon früher (II, p. 372) erwähnt wurde, hängt es von verschiedenen Umständen ab, ob die concav werdende Flanke während des Einkrümmens eine Verkürzung oder eine Verlängerung erfährt. Eine Verkürzung, die sich in jedem Falle bei der Variationskrümmung eines Gelenkes einstellt (II, p. 371), tritt aus naheliegenden Gründen häufig an langsamer wachsenden und dickeren Organen ein, während bei der geotropischen etc. Krümmung der schneller wachsenden Wurzeln und Sprosse zuweilen auch die concave Flanke verlängert wird. Es wird dieses dadurch erzielt, dass durch die Zuwachsbewegung, während des ziemlich langsamen Verlaufes der Reaction, eine genügende Verlängerung der krümmungsthätigen Zone eintritt (vgl. Fig. 74, p. 655). Demgemäss ist bei schneller Einkrümmung eine Verkürzung der concaven Flanke zu erwarten, die sich bei der schnellen Reizbewegung der Ranken nur desshalb nicht oder kaum einstellt, weil durch die thigmotropische Reizung zugleich eine sehr erhebliche Wachsthumsbeschleunigung ausgelöst wird (II, § 88). Andererseits pflegt bei den geotropischen und heliotropischen Reactionen das Wachsthum der convex werdenden Flanke, trotz der Retardirung des Mittelwachsthums, beschleunigt zu sein. Indess ist es möglich, dass es auch Organe giebt, bei welchen die mittlere Zuwachsbewegung während der Reizkrümmung so verlangsamt wird, dass auch die convex werdende Flanke eine Wachsthumsverzögerung erfährt.

Wenn man nach Hofmeister[1]) ein gerades Stengelstück etc. mit beiden Enden unverrückbar auf der Unterseite einer horizontal liegenden Glasplatte befestigt, so beweisen die Krümmung und die Abhebung von der Glasplatte, dass bei der geotropischen Reaction auch die concav werdende Flanke eine Verlängerung ausführte. Ein gleiches Resultat wird auch bei heliotropischen Krümmungen erhalten. Ferner wird durch die Bildung von Rissen in einem Tusche-Ueberzug demonstrirt, dass sich z. B. bei der geotropischen Krümmung eines wachsthumsthätigen Stengels unter Umständen beide Flanken, bei der geotropischen Krümmung des Grasknotens aber nur die convex werdende Flanke verlängern[2]).

Um die Zuwachsbewegung bei der geotropischen Krümmung der Wurzeln näher zu studiren, wurden diese von Sachs[3]) mit Tuschmarken (à 2 mm)

---

1) Hofmeister, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 86.
2) Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1893, p. 408.
3) Sachs, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1873, Bd. 1, p. 463; Noll, ebenda 1888, Bd. 3, p. 507. — Ueber das ähnliche Verhalten bei der Rückkrümmung vgl. D. T. Macdougal, Botanic. Gazette 1897, Bd. 23, p. 361.

versehen (vgl. Fig. 74, p. 655) und in lockerer Erde (hinter eine Glasscheibe) theilweise horizontal, theilweise vertical aufgestellt. Nach der geotropischen Krümmung wurden mit Hilfe eines Glimmerplättchens mit eingeritzter Kreistheilung der Krümmungsradius, sowie die Länge der markirten Bogenstücke auf der Ober- und Unterseite bestimmt. In einem Versuche mit Vicia faba hatte z. B. die vertical stehende Wurzel in 14 Stunden in den 4 vorderen Zonen (= 8 mm) einen Zuwachs von 10,5 mm aufzuweisen. In dieser Zeit hatte sich die horizontal gestellte Wurzel zu einem Bogen von 135 Grad gekrümmt, und die 4 vorderen Zonen waren auf der convexen Seite um 10,8 mm, auf der concaven Seite um 6,1 mm verlängert, woraus sich für die Mittellamelle ein Zuwachs von $\frac{10,8 + 6,1}{2}$ = 8,4 mm berechnet. Im Vergleich zu der verticalstehenden Wurzel betrug also die Zuwachsbeschleunigung der convexen Flanke 0,3 mm, die Verlangsamung der concaven Flanke 4,4 mm, die Verlangsamung der Mittellinie 2,1 mm.

Bei den sich geotropisch krümmenden Stengeltheilen bestimmte Sachs[1]) die Zuwachsbewegung der beiden antagonistischen Flanken durch Anlegen eines auf Papier gedruckten Maassstabes. Hierbei wurde in manchen Fällen nur eine geringe Verzögerung des Wachsthums der Mittellinie und zumeist, besonders bei langsamer wachsenden und dickeren Blüthenschäften, Stengeln etc., eine mehr oder minder ansehnliche Verkürzung der concaven Flanke beobachtet. Aehnliche Resultate wurden von Barth[2]) mit solchen Stengelknoten erhalten, die schon vor der geotropischen Reizung wachsthumsthätig waren. Bei den Grasknoten, in welchen die Wachsthumsthätigkeit erst durch den geotropischen Reiz erweckt wird, findet aber eine Verkürzung und Compression der concav werdenden Oberseite statt (vgl. Fig. 72, p. 654). Diese ging nach Sachs[3]) bei der geotropischen Krümmung der dicken Knoten von Cinquantino-Mais von 4,3 auf 2,5 mm zurück, während sich die Unterseite von 4,1 auf 9,0 mm verlängerte. Bei den minder dicken Knoten anderer Gräser und bei mässiger Einkrümmung ist die Verkürzung der concav werdenden Flanke aber nur gering, so dass die neutrale Achse (die Lamelle, welche bei der Einkrümmung keine Verlängerung und keine Verkürzung erfährt) nahe unter die concave Flanke zu liegen kommt (Pfeffer, l.c.).

Da in dem Grasknoten bei dem Wiedererwachen des Wachsthums keine Zelltheilung stattfindet, so tritt bei der geotropischen Krümmung in der convexen Hälfte eine ansehnliche Zellstreckung ein[4]). Eine solche kommt aus gleichem Grunde bei der geotropischen Krümmung der Wurzel[5]), aber auch, in entsprechendem Maasse, in solchen Organen zu Stande, bei welchen das geförderte Wachsthum der Convexseite von Zelltheilungen begleitet ist. Findet, wie in Variationsgelenken und in Grasknoten, eine Compression der Concavseite statt

---

1) Sachs, Flora 1873, p. 324; Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1872, Bd. 2, p. 193. — Messungen bei der geotropischen Krümmung einzelliger Organe liegen noch nicht vor.

2) R. Barth, Die geotropischen Wachsthumskrümmungen d. Knoten 1894, p. 11. Es wurde mikrometrisch an Tuschmarken gemessen, vgl. diesen Bd. II, p. 24, 377.

3) Sachs, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1872, Bd. 1, p. 206; Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1893, p. 393; R. Barth, l. c. p. 31. Von Pfeffer u. von Barth wurde mikrometrisch gemessen.

4) Sachs, l. c. p. 207.

5) Sachs, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1873, Bd. 1, p. 466; D. T. Macdougal, Botanical Gazette 1897, Bd. 23, p. 364. — Einige Beobachtungen auch bei Cisielski, Cohn's Beiträge z. Biologie 1872, Bd. 1, Hft. 2, p. 18; Frank (Beiträge z. Pflanzenphysiol. 1868, p. 40) constatirte die ungleiche Länge der Zellen auf der concaven und convexen Seite.

(vgl. II, p. 371), so wird in dieser im allgemeinen der Querdurchmesser (die Höhe) der Zellen zunehmen. Das scheint indess der Regel nach nicht oder in sehr geringem Grade einzutreten, wenn auf der Concavseite zwar eine Hemmung des Wachsthums, aber keine Compression eintritt. Möglicherweise giebt es aber specifische Verschiedenheiten, da bei der geotropischen Krümmung von Stengeln etc. nach Kohl[1]) die Zellen der Concavseite, nach Noll[2]) dagegen die Zellen der Convexseite einen relativ grösseren Querdurchmesser gewinnen. In Folge der modificirten Wachsthumsthätigkeit ist ferner ein der concaven Hälfte entnommener Rindenstreif kürzer, ein der convexen Hälfte entnommener Streifen länger, als ein Rindenstreif, welcher einem gleichartigen Stengel entnommen wird, der geradlinig fortwuchs[3]).

Bei der positiv heliotropischen Krümmung von Stengeln, sowie bei der negativ heliotropischen Krümmung von Luftwurzeln tritt nach H. Müller[4]) eine analoge Verschiebung der Zuwachsbewegung ein, wie bei der geotropischen Krümmung wachsthumsthätiger Organe. Vermuthlich werden also in der Hauptsache ähnliche Verhältnisse bei den rheotropischen, hydrotropischen, traumatropischen etc. Krümmungen obwalten.

Sehen wir von specifischen Eigenheiten ab, so stimmen die tropistischen Nutationskrümmungen darin überein, dass in einem Gewebe durch den Orientirungsreiz die Wachsthumsthätigkeit derart modificirt und regulirt wird, dass eine jede Lamelle, in Folge der tropistischen Reizung, eine um so schnellere bezw. eine um so geringere Wachsthumsthätigkeit anstrebt, je näher sie der convex bezw. der concav werdenden Flanke liegt[5]). Für die einzelligen Organe ist dieses selbstverständlich, und es wurde bereits (II, p. 637, 644) betont, dass in einem Gewebecomplex die Reactionsfähigkeit (Sensibilität und Action) nothwendigerweise durch die Lage, d. h. durch die correlativen Beziehungen zu den übrigen Elementen und zum Ganzen regulirt werden muss. Damit steht im Einklang, dass die durch Längsspaltung von Stengelinternodien, Grasknoten, Stielen von Hutpilzen (bezw. von Wurzeln) gewonnenen Hälften nach der Horizontallegung sich negativ (bezw. positiv) geotropisch krümmen, gleichviel ob die Schnittfläche erdwärts oder aufwärts gewandt ist, ob also die relative, tropistische Wachsthumsbeschleunigung an der Schnittfläche oder an der gegenüberliegenden, intacten Flanke auszuführen ist[6]). Ferner ist z. B. in dem Grasknoten eine

---

1) Kohl, Mechanik der Reizkrümmung 1894, p. 50. Vgl. auch Sachs, l. c. p. 462, 469; Cisielski, l. c. p. 18.

2) Noll, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1888, Bd. 3, p. 526. — Ueber die ungleiche Dicke der Wandungen in beiden Hälften vgl. Bd. II, p. 668.

3) Sachs, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1872, Bd. 1, p. 193; Experimentalphysiolog. 1865, p. 507. Vgl. auch Frank, l. c. p. 67.

4) H. Müller-Thurgau, Flora 1876, p. 69, 92.

5) Vgl. Bd. II, p. 372, 644, 517.

6) Besonders leicht lässt sich dieses an gespaltenen Grasknoten nachweisen, bei welchen nach dem Spalten keine störenden Spannungskrümmungen eintreten (de Vries, Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 483; Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistungen 1893, p. 394, 408). Jedoch konnte Sachs (Arbeit. d. bot. Instit. in Würzburg 1873, Bd. 1, p. 470) bei einer median längsgespaltenen Wurzel an beiden Theilhälften (die aufeinander liegen blieben) eine positiv geotropische Krümmung beobachten, bei welcher sich (wie in der intacten Wurzel) die obere Hälfte stärker verlängerte als die untere. Auch vermochte Sachs (Flora 1873, p. 330) bei längsgespaltenen Stengeln, bei denen sich die Theilhälften in Folge der Gewebespannung nach Aussen krümmten

der Lage entsprechende Regulation der Zuwachsbewegung in den Collenchymsträngen nothwendig, da diese durch die in Betracht kommenden mechanischen Zugwirkungen nicht verlängert werden[1]).

Im Wesen der Sache wird dadurch nichts geändert, dass in einem Gewebe die Zellen in ungleichem Grade sensibel und activ sind, und dass auch inactive Elemente vorhanden sind. Denn es handelt sich schliesslich nur um Verschiebungen und besondere Verwicklungen, wenn z. B. die Ausführung der angestrebten Krümmungsthätigkeit durch inactive Gewebe theilweise oder ganz gehemmt wird, oder wenn inactive (nicht sensible) Gewebe durch die Krümmungsthätigkeit der activen Gewebe elastisch oder plastisch gebogen, bezw. in ihrer Wachsthumsthätigkeit regulirt werden, oder wenn reizbare, active Gewebe durch den Antagonismus anderer Elemente in ihrer Thätigkeit gehemmt oder sogar comprimirt werden[2]). Thatsächlich werden durch die Realisirung der Krümmung stets mechanische und auch auslösende (II, p. 365) Wirkungen erzielt, die (analog wie bei der Gewebespannung, II, p. 38, 145) regulirend eingreifen, aber nicht die Ursache der Krümmungsreaction sind. Uebrigens ist bereits (II, p. 637, 644) hervorgehoben, dass alle die Fälle, in welchen die Perceptions- und die Actionszone getrennt liegen (also auch die thigmotropische Reaction der Ranken), in anschaulicher Weise zeigen, dass durch die tropistische Reizverkettung die Wachsthumsthätigkeit so regulirt wird, wie es zur Erzielung der Krümmung nothwendig ist. Auch ist klar, dass in einem dickeren Organe die Krümmung unterbleibt, wenn in jeder Zelle, ohne Modification der Wachsthumsschnelligkeit, ein gleichsinniges, actives Krümmungsbestreben entwickelt wird (II, p. 373).

Aus den mitgetheilten Thatsachen und Erörterungen ergiebt sich zugleich mit aller Sicherheit, dass die Krümmungsbewegung durch die gekennzeichnete Bethätigung der antagonistischen Gewebe bewirkt wird, dass also die Ansicht von Kohl[3]) irrig ist, nach welcher die geotropische Krümmung durch die active Contraction der concav werdenden Gewebepartie verursacht werden soll. Uebrigens ist die Unhaltbarkeit dieser Auffassung, die für einzellige Organe überhaupt nicht in Frage kommt, zur Genüge von Rothert[4]) und Noll[5]) dargethan worden. Erwähnt sei noch, dass die Activität der convex werdenden Hälfte

---

(II, § 18), nachzuweisen, dass in den beiden erwähnten Lagen eine negativ geotropische Reaction eintrat, und dass in beiden Fällen die erdwärts gewandte Partie relativ am schnellsten wuchs. Neuerdings hat dann E. B. Copeland (Botanical. Gazette 1900, Bd. 29, p. 189) an gespaltenen Keimstengeln gefunden, dass, im Vergleich zu der vertical stehenden Spalthälfte, das Wachsthum (analog wie in dem intacten Halme) bei der horizontal gehaltenen und sich negativ geotropisch krümmenden Hälfte verlangsamt wird, wenn die Schnittfläche erdwärts schaut, und beschleunigt wird, wenn die Schnittfläche aufwärts gerichtet ist. — Ueber Experimente mit Stielen von Hutpilzen vgl. Hofmeister, Jahrb. f. wiss. Botan. 1863, Bd. 3, p. 93.

1) Pfeffer, l. c. p. 401, 426.

2) Vgl. Bd. II, p. 371 ff.

3) Kohl, Mechanik der Reizkrümmungen 1894, p. 4, 40, 87. Beiläufig sei erwähnt, dass Kohl die Verkürzung der Zellen durch Turgorsteigerung zu Stande kommen lässt. — Dass Nutationskrümmungen durch active Verkürzungen entstehen könnten, ist Bd. II, p. 372 erwähnt. — Ueber Formänderungen der Zellen bei tropistischen Krümmungen vgl. Bd. II, p. 662.

4) Rothert, Biolog. Centralbl. 1895, Bd. 15, p. 593.

5) Noll, Flora 1895, Ergzbd. p. 44.

bei dem Grashalm in sehr auffälliger Weise dadurch bemerklich wird, dass sich bei mechanischer Verhinderung der angestrebten geotropischen Krümmung die erdwärts gewandte Partie des Knotens ansehnlich verdickt und hervorwölbt[1]).

Dass die Theile eines Organes in verschiedenen Graden tropistisch reizbar und actionsfähig sein können, ist am schönsten bei den Stengelknoten zu sehen[2]). Während z. B. bei den Halmknoten von Triticum, Secale und vielen anderen Gramineen (Fig. 5, p. 14; Fig. 72, p. 651) nur der Blatttheil geotropisch reagirt, der umschlossene Stengeltheil aber nur passiv gebogen wird, sind bei Zea mays, Saccharum officinarum etc. sowohl der Blatttheil, als auch der Stengeltheil des Knotens perceptionsfähig und krümmungsthätig. Dagegen tritt bei den Polygoneen und Commelineen die geotropische Perceptions- und Reactionsfähigkeit der Blattscheide theilweise oder so vollständig zurück, dass dieselbe nur passiv gekrümmt wird.

Besonders aus den Erfahrungen über geotropische Reactionen geht soviel hervor, dass die einzelnen Gewebe in einem Internodium, Knoten u. s. w. bei einer tropistischen Krümmungsbewegung in verschiedener Weise betheiligt sind. Indess ist eine genaue Präcisirung der obwaltenden Verhältnisse desshalb schwierig, weil bei dem Unterbleiben der tropistischen Reaction in dem isolirten Gewebecomplex zunächst zweifelhaft bleibt, ob das negative Resultat durch die Sistirung der Perceptionsfähigkeit, überhaupt durch die Stimmungsänderung, oder dadurch bedingt ist, dass der Zusammenhang mit den reizpercipirenden Geweben aufgehoben wurde (II, § 120).

Jedoch scheint in der Regel die Abtrennung der Epidermis oder auch der angrenzenden Zellen, sowie die Entfernung des Markes (oder auch die gleichzeitige Entfernung des Gefässbündelringes) die geotropische Reactionsfähigkeit nicht aufzuheben, während der isolirte Markcylinder in vielen Fällen nicht geotropisch reagirt[3]). Da ferner nach Sachs[4]) das Mark, welches aus einem soeben geotropisch gekrümmten Stengel isolirt wird, sich gerade streckt, so wird die bleibende Krümmung, die ein solches Mark in den intacten Organen mit der Zeit annimmt, vielleicht nur durch die passive Beugung erzielt. Jedenfalls ist durch die bisherigen Versuche noch in keinem Falle sichergestellt, dass das Mark zwar nicht perceptionsfähig ist, aber durch die Vermittlung perceptionsfähiger Gewebe zu einer activen geotropischen Krümmungsthätigkeit veranlasst wird[5]).

In vielen Fällen scheint also in Stengelorganen (auch in Knoten) besonders das Rindengewebe (oder Theile dieses) geotropisch perceptions- und actionsfähig zu

---

1) Vgl. Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1893, p. 396; Noll, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1888, Bd. 3, p. 509; de Vries, Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 482. — Ferner kann durch das geförderte active Wachsen der Unterseite sogar ein Zerreissen der Oberseite zu Stande kommen, wenn man z. B. horizontal gelegten Sprossen, durch Einführung in eine Glasröhre, die Ausführung der geotropischen Krümmung unmöglich macht. Pfeffer, Bericht. d. Sächs. Gesellschaft d. Wissenschaft. 1891, p. 642.

2) Lit. Barth, Die geotropischen Wachsthumskrümmungen der Knoten 1894; Pfeffer, l. c. p. 390, 409. — Ueber Knoten siehe auch Bd. II, p. 651.

3) Lit. Sachs, Flora 1873, p. 330; Barth, l. c. p. 36; Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 248; Haberlandt, Bericht. d. botan. Gesellsch. 1901, p. 269. [Němec, Bericht. d. botan. Gesellsch. 1902, p. 339.]

4) Sachs, Experimentalphysiol. 1865, p. 567. Vgl. auch Frank, Beiträge zur Pflanzenphysiol. 1868, p. 73.

5) Vgl. Haberlandt, l. c. p. 269, u. die weiterhin zu erwähnenden Versuche Czapek's mit horizontal liegenden Mittellamellen des Stengels.

sein. Auch dürfte durch den von der Wurzelspitze ausgehenden Reiz (II, § 120) die intensivste geotropische Reaction in dem Rindenparenchym der Wurzel ausgelöst werden[1]). Die Activität des Rindengewebes ist aber desshalb vortheilhaft, weil durch die periphere Lage die mechanische Leistungsfähigkeit bei der Krümmung begünstigt wird (II, p. 378).

Nach dem Mitgetheilten ist es verständlich, dass, wie Sachs[2]) zeigte, die durch zwei parallele Längsschnitte isolirte Mittellamelle eines Stengels eine negativ geotropische Krümmung ausführt, wenn sie so aufgestellt wird, dass die Schnittflächen lothrecht stehen. Da aber theilweise negative, theilweise positive Resultate erhalten wurden, wenn die Schnittflächen der horizontal gelegten Mittellamelle zenithwärts und erdwärts gerichtet waren, so muss zunächst entschieden werden, ob diese Differenzen durch specifische Eigenheiten oder durch andere Ursachen bedingt waren. Jedenfalls ist zu bedenken, dass die Krümmung vielleicht nur desshalb unterbleibt, weil die activen Gewebe an einem Hebelarm von der geringen Höhe der Mittellamelle angreifen und desshalb eine ungenügende Krümmungskraft erzielen (vgl. II, p. 378). Hierauf kann freilich nicht die Inactivität der horizontal liegenden Mittellamelle aus dem Hypocotyl von Helianthus annuus beruhen, die sich nach Czapek (l. c. p. 252) dann negativ geotropisch krümmt, wenn sie aus einem Stengel geschnitten wird, der zuvor während einer Stunde geotropisch inducirt wurde. Indess muss erst durch nähere Untersuchungen ermittelt werden, ob dieser Erfolg etwa darin begründet ist, dass die horizontal gelegte Lamelle zwar eine inducirte Reizung activiren, aber den geotropischen Reiz nicht percipiren kann.

Bei Beurtheilung der Bedeutung von Geweben für die Krümmungsbewegungen ist auch zu beachten, dass die Sensibilität und die Actionsfähigkeit mit der Entwickelung veränderlich sind (II, § 121, 128). So können z. B. Gefässbündel oder andere Gewebe, nachdem sie ihr Wachsthum eingestellt haben, nur noch eine passive Beugung erfahren (vgl. II, § 19). Ferner werden in Folge der Krümmung nicht selten active Gewebe durch die überwiegende Energie der antagonistischen Gewebe comprimirt (siehe oben) oder mit dem Fortschreiten der Krümmung in Zugspannung versetzt. Letzteres tritt z. B. bei den Grasknoten ein, bei welchen schliesslich das zuvor active Parenchym auf der Convexseite bis auf die Collenchymstränge einreisst, weil letztere durch ihr fortdauerndes Wachsthum die nöthige Energie schaffen[3]). Auf diese Weise wird also die ursprünglich positive Spannung des Parenchyms in eine negative, die negative Spannung der Collenchymstränge dagegen in eine positive umgewandelt. Uebrigens ist früher erörtert, dass und warum durch die Arbeit gegen Widerstände (ohne und mit Krümmungsthätigkeit) die Gewebespannungen modificirt werden können[4]).

Bei richtiger Würdigung dessen, was an dieser und an anderen Stellen (II, § 19, 9, 35) über das Zustandekommen und die Bedeutung der Gewebespannungen gesagt wurde, ist es selbstverständlich, dass aus dem Sinn der Gewebespannung nicht schlechthin zu erkennen ist, ob ein Gewebe activ oder passiv bei der

---

1) D. T. Mac Dougal, Annals of Botany 1897, Bd. 23, p. 346, 364.

2) Sachs, Flora 1873, p. 330; Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1873, Bd. 1, p. 470; Czapek, Jahrb. f. wiss. Botan. 1898, Bd. 32, p. 250; Noll, Jahrb. f. wiss. Botan. 1900, Bd. 34, p. 467; Haberlandt, Ber. d. botan. Gesellsch. 1901, p. 270; [Haberlandt, Jahrb. f. wiss. Botan. 1903, Bd. 38, p. 470; Němec, Bericht. d. botan. Gesellsch. 1902, p. 353].

3) Vgl. Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1893, p. 407.

4) Vgl. Bd. II, p. 145. — Näheres über die Grasknoten bei Pfeffer 1893, l. c. p. 401, 426.

Krümmungsbewegung betheiligt ist. Denn thatsächlich werden nicht selten, wie schon erwähnt wurde, active Gewebe comprimirt, und die negative Spannung schliesst nicht aus, dass ein Gewebe activ wachsthumsthätig ist (vgl. auch II, § 19, 35). Ueberhaupt ist wohl zu beachten, dass die Nutationskrümmungen, somit auch die mit diesen verknüpften Spannungsänderungen, durch die Wachsthumsthätigkeit erzielt werden, aber naturgemäss wiederum regulatorisch auf die Wachsthumsthätigkeit zurückwirken. Auf diese Weise werden auch bei dem Arbeiten gegen eine Widerlage die potentiellen Spannungen geschaffen, die dann, z. B. nach Entfernung der Widerlage, eine Krümmungsbewegung bewirken können[1]).

§ 130. Die inneren Bewegungsursachen.

Mit der Feststellung, dass die bis dahin untersuchten tropistischen Variationskrümmungen durch den Turgorwechsel bewirkt werden, ist natürlich offen gelassen, in welcher Weise die Bd. II, p. 660 gekennzeichnete Variation des Turgors erzielt wird (vgl. II, p. 375). Ebenso sind noch nicht die vielleicht verschiedenartigen Mittel präcisirt, durch welche diejenigen Modificationen der Wachsthumsthätigkeit verursacht werden, auf welchen das Zustandekommen der tropistischen Nutationskrümmungen beruht (vgl. II, p. 373). Jedoch ist sicher, dass in gewissen Fällen die Beschleunigung (bezw. die Verlangsamung) der Zuwachsbewegungen in den antagonistischen Flanken nicht, wie de Vries[2]) annahm, durch eine entsprechende Erhöhung (bezw. Senkung) der Turgorenergie bewirkt wird. Denn abgesehen davon, dass auf diese Weise die Krümmungsbewegung der einzelligen Organe nicht zu Stande kommen kann (II, p. 374), so haben die plasmolytischen Untersuchungen[3]) verschiedener Objecte gezeigt, dass bei der geotropischen

---

1) Nach diesen Bemerkungen bedarf es keiner weiteren Erörterungen, in welchem Sinne die Gewebespannungen die nähere Ursache der Krümmungsbewegungen sind und sein können (vgl. auch Bd. II, § 78), und dass, wie schon die einzelligen Organe zeigen, zur Erzielung einer tropistischen Krümmungsbewegung die Existenz von Gewebespannung nicht nöthig ist. Ferner ist einleuchtend, dass z. B. das Mark, auch wenn es sich nicht activ krümmt, durch seine positive Spannung die durch andere Gewebe angestrebte oder ermöglichte Krümmungsthätigkeit begünstigen kann. Wie sich die Gewebespannung in Folge der Krümmung verändert, lässt sich in der Hauptsache aus den mitgetheilten Thatsachen ableiten. Angaben über die Spannungen in geotropisch und heliotropisch gekrümmten Organen sind in den citirten Schriften von Sachs, Frank, Hofmeister (auch in Hofmeister, Pflanzenzelle, p. 293) zu finden; ferner bei G. Kraus, Bot. Ztg. 1867, p. 129; Ratschinsky, Annal. d. scienc. naturell. 1858, IV. sér., Bd. 9, p. 172; Johnson, ebenda 1835, II sér., Bd. 4, p. 327; J. B. Pollock, Botan. Gazette 1900, Bd. 29, p. 25, 48. Schon Mohl (Vegetabil. Zelle 1851, p. 141) hat Dutrochet's (Mémoires etc., Bruxelles 1837, p. 322, 327) Irrthümer in Bezug auf die Bedeutung der Gewebespannung aufgedeckt und ebenso dargethan, dass nicht, wie es Dutrochet annahm, bestimmte anatomische Unterschiede zwischen den positiv und negativ tropistischen Organen bestehen. Erwähnt sei noch, dass Dutrochet (l. c.) die positiv heliotropische Krümmung irrigerweise allein durch ein actives Krümmungsstreben der Concavseite zu Stande kommen lässt.

2) H. de Vries, Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 502. Vgl. auch Bd. II, p. 372, 432, 528.

3) Wortmann, Bericht. d. botan. Gesellsch. 1887, p. 961; Bot. Zeitg. 1889, p. 456; Noll, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1888, Bd. 3, p. 511; Flora 1895, Ergzbd. p. 36. — Die Annahme von P. Bert, dass die positiv heliotropische Krümmung die

Krümmung von Gewebecomplexen keine Turgorsteigerung eintritt. Bei den sich schnell krümmenden Organen wurde sogar in den Zellen der convex werdenden Flanke eine geringe Abnahme des Turgors (des plasmolytischen Werthes) constatirt, die offenbar daraus resultirt, dass in den schnell wachsenden Zellen die Volumzunahme und Wasseraufnahme schneller fortschreiten, als die Production osmotisch wirksamer Stoffe, durch welche in selbstregulatorischer Weise die Constanz des Turgors erhalten wird[1]).

Selbst dann, wenn in einem concreten Falle, in Verbindung mit der tropistischen Reaction, eine einseitige oder allseitige Steigerung des Turgors eintritt, dürfte in dieser Turgorsteigerung im allgemeinen nur ein begleitender und mitwirkender Factor, aber nicht die primäre Ursache derjenigen Wachsthumsänderung zu suchen sein, die zur Einkrümmung führt. Jedenfalls gilt dieses für die in horizontaler Lage fixirten Stengelknoten von Hordeum vulgare, in welchen der Turgor der Parenchymzellen eine Steigerung erfährt, die 1—2 Procent Kaliumnitrat äquivalent ist[2]). Denn einmal vermag eine solche Vermehrung der Zellhautspannung das Wachsthum des Knotens nicht zu verursachen, und zudem stellt sich keine Turgorsteigerung in den horizontal gehaltenen Stengelknoten von Triticum vulgare und spelta ein, welche ebenso gut und schnell geotropisch reagiren, wie die Knoten von Hordeum vulgare. Die Turgorerhöhung in diesen ist somit in gleichem Sinne eine vortheilhafte, aber nicht generell nothwendige Reaction, wie diejenige Turgorsteigerung, welche nur in gewissen Pflanzen bei dem Arbeiten gegen äussere Widerstände eintritt (II, p. 144).

Muss auch nicht in allen Fällen dieselbe Wachsthumsmechanik obwalten, so scheint doch bei den tropistischen Krümmungen die nöthige Wachsthumsthätigkeit und Wachsthumsbeschleunigung häufig durch plastische Dehnung der Zellwand erzielt zu werden (II, p. 30, 374). Dafür spricht, dass während der Krümmungsbewegung in der Epidermis, im Collenchymgewebe u. s. w. der convexen Flanke die Dicke der Zellwand, und zwar zuweilen erheblich, abnimmt[3]), während diese Wandungen in der concaven Flanke öfters eine gewisse Verdickung erfahren[4]). Schon aus dem Umstand, dass diese Veränderungen der

---

Folge davon sei, dass durch Zerstörung des Zuckers der Turgor der beleuchteten Seite sinke, bedarf keiner besonderen Widerlegung (vgl. die Bd. II, p. 528 citirte Lit.).

1) Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1893, p. 412. Vgl. auch Bd. II, § 103.

2) Pfeffer, l. c. p. 399, 405; vgl. auch dieses Buch Bd. II, § 8, 9. — Nach Kohl (Mechanik der Reizkrümmungen 1894, p. 59) soll bei der geotropischen Reizung eine absolute Steigerung des Turgors in den Zellen der Concavseite eintreten. Diese Annahme ist freilich durch die Versuche Kohl's nicht erwiesen. Jedenfalls ist aber die Ansicht von Kohl irrig, dass durch eine solche Turgorsteigerung eine Verkürzung der Zellen der Concavseite bewirkt werde (vgl. Noll, Flora 1895, Ergzbd. p. 48, 54). Ohnehin ist, wie schon II, p. 664 dargethan wurde, die Ansicht von Kohl irrig, nach der durch die Verkürzung der Concavseite die geotropische Nutationskrümmung erzielt werden soll.

3) Noll, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1888, Bd. 3, p. 526; Flora, Ergzb. 1895, p. 73. — Vgl. ferner Wortmann, Bericht. d. botan. Gesellsch. 1887, p. 463; Bot. Zeitung 1887, p. 808; 1888, p. 469; Kohl, l. c. p. 36; D. T. Mac Dougal, Botanic. Gazette 1897, Bd. 23, p. 364.

4) Eine derartige Differenz pflegt an den sich krümmenden Sprossen immerhin nur gering zu sein. Dagegen tritt nach Wortmann (Bot. Zeit. 1887, p. 824,

Wanddicke erst während der Ausführung der Krümmungsbewegung eintreten, ergiebt sich, dass sie die Folge, aber nicht die Ursache der Einkrümmung sind, wie Wortmann[1]) annimmt, nach dessen Auffassung die Wachsthumsschnelligkeit der Zellhaut (bei constantem Turgor) einfach durch die Verdickung der Wand verlangsamt und in solcher Weise in entsprechendem Grade regulirt werden soll. Das Irrige dieser Ansicht geht ferner daraus hervor, dass die Zellwandungen durch die Turgorenergie normalerweise nicht über die Elasticitätsgrenze gedehnt werden, dass also zur Erzielung eines plastischen Wachsens die Cohäsion der Zellhaut durch eine physiologische Beeinflussung in regulatorischer Weise verringert werden muss[2]).

Hand in Hand mit dieser physiologischen Beeinflussung scheinen die elastischen Eigenschaften der Zellhaut in der convex werdenden Flanke zuweilen in der Art verändert zu werden, dass bei Constanz der Turgorenergie eine Steigerung der elastischen Verlängerung eintritt. In Folge dieser einseitigen Verlängerung kommt dann eine entsprechende elastische Einkrümmung zu Stande, die bei Aufhebung des Turgors so lange zurückgeht, bis die tropistische Krümmung durch Wachsthum fixirt ist. Eine solche Combination von Wachsthums- und Variationsbewegung wird übrigens auch bei den noch wachsenden, jugendlichen Blattgelenken von Phaseolus etc. beobachtet, die mit dem Auswachsen nur noch zu Variationsbewegungen befähigt sind. Demgemäss führt das ausgewachsene Blattstielgelenk der Bohne nach dem Umkehren der Pflanze eine typische, geotropische Variationskrümmung aus (II, p. 508). Indess stellt sich in der

---

808) eine sehr ansehnliche Verdickung der Zellwandungen in der oberen (aufwärts gerichteten) Hälfte von horizontal gelegten Sprossen ein, wenn diese an der Ausführung der angestrebten geotropischen Krümmung dadurch verhindert werden, dass die Sprossspitzen an einem Faden befestigt sind, der über eine Rolle geführt und durch Belastung gespannt gehalten wird. Ausserdem constatirte Fr. Elfving (Zur Kenntniss d. Krümmungserscheinungen 1888, Separ. a. Öfversigt af Finska Vet. Soc. Förhandlingar Bd. XXX), dass die fragliche Verdickung sich auch dann, und zwar nur in der convexen Hälfte der Sprosse, einstellt, wenn diese gewaltsam gebeugt und durch einen entsprechend befestigten Faden bogig gekrümmt gehalten werden. Da ein solcher Erfolg auch am Klinostaten erzielt wird, so müssen also die mit der Einkrümmung bewirkten Veränderungen den Anstoss zur Ausbildung der besagten Wandverdickungen gegeben haben. Andererseits ist die Wandverdickung an der Oberseite der horizontal gelegten und an der Ausführung der angestrebten. geotropischen Krümmung gehinderten Sprosse zunächst als eine Folge der Reizwirkung der Schwerkraft anzusprechen, die auch bei epitrophischen und hypotrophischen Reactionen (Bd. II, p. 125) inäquale Wachsthumsthätigkeiten hervorruft. Ob und inwieweit in den beiden genannten Bedingungen die durch die mechanische Beugung bezw. die durch die geotropischen Krümmungsbestrebungen bewirkten Spannungsverhältnisse die nähere Reizursache vorstellen, ist noch nicht entschieden. Vielleicht werden durch die ungleiche Inanspruchnahme, also durch eine Unterschiedsempfindung, bestimmte Reizanstösse gewonnen, da nach den Untersuchungen Ball's der (äquale) Längszug an den vertical stehenden Sprossen keine merklichen Wandverdickungen hervorruft (vgl. Bd. II, p. 425, Anmerk.). Augenscheinlich fallen diese Verdickungen nicht allgemein mit der Plasmaansammlung zusammen, die sich in gewissen Fällen, und zwar zum Theil nur secundär, in den gekrümmten Sprossen einstellt (vgl. Bd. II, p. 635 Anm.). — Vgl. die inzwischen erschienene Arbeit von Ball in Jahrb. f. wiss. Botan. 1903, Bd. 39, p. 305.

1) Wortmann, l. c. Vgl. auch die Kritik von Noll, Flora, Ergzbd. 1895, p. 38.

2) Vgl. Bd. II, p. 8, 9. — Ueber Plasmaansammlungen siehe Bd. II, p. 635 Anm.

erdwärts gewandten, also ungewöhnlich verlängerten (geotropisch in Anspruch genommenen) Gelenkhälfte, allmählich ein gewisses Wachsthum ein, wenn die Pflanze einige Tage in der inversen Stellung verbleibt[1]. Es ist also wohl möglich, dass in demselben Objecte, je nach seinen Eigenschaften, sowie je nach der Natur und der Dauer des Reizes, eine Variations- oder eine Nutationsbewegung, oder eine Combination beider eintritt. Möglicherweise finden sich derartige Verhältnisse bei den Blattgelenken der Marantaceen, bei welchen nach Möbius[2] speciell die heliotropische Krümmung ziemlich schnell durch Wachsthum fixirt zu werden scheint.

Aus der leicht zu constatirenden Thatsache, dass die realisirte tropistische Krümmung bei der Aufhebung des Turgors durch Salzlösungen, sowie beim Abtödten erhalten bleibt, folgt, wie zuerst Frank[3] darthat, dass die heliotropischen und geotropischen Krümmungen durch Wachsthum vermittelt werden. Von de Vries[4] wurde dann weiter gefunden, dass eine soeben begonnene und noch nicht weit fortgeschrittene, heliotropische oder geotropische Krümmung durch die Einwirkung einer 20proc. Kochsalzlösung theilweise ausgeglichen wird, dass also zunächst eine elastische Krümmung eintritt, die allmählich durch Wachsthum fixirt wird. Die weitere Annahme von de Vries, diese elastische Krümmung komme dadurch zu Stande, dass in der convex werdenden Flanke der Turgor, also die Dehnkraft, erhöht werde, ist (abgesehen von einzelligen Organen) schon desshalb irrig, weil durch die tropistische Reizung zumeist eine Turgorsteigerung nicht hervorgerufen wird. In der That dürfte nach Noll[5] die fragliche elastische Einkrümmung die Folge davon sein, dass durch den tropistischen Reiz die elastische Dehnbarkeit in der convexen Flanke erhöht wird. Damit ist nicht ausgeschlossen, dass vielleicht in gewissen Fällen die Verdickung der Membranen (ohne Qualitätsänderung) in der Concavseite verursacht, dass diese Flanke durch dieselbe Turgorenergie eine relativ geringere Verlängerung erfährt[6].

Uebrigens wurde zuweilen eine Ausgleichung der jugendlichen Krümmungen

---

1) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 139.

2) M. Möbius, Festschrift für Schwendener 1899, p. 60.

3) Frank, Beiträge z. Pflanzenphysiol. 1868, p. 97.

4) H. de Vries, Landw. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 302. Vgl. ferner Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen 1880, II, p. 3; Noll, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1888, Bd. III, p. 516; Flora 1895, Ergzbd. p. 82; R. Barth, Die geotrop. Wachsthumskrümmungen d. Knoten 1894, p. 12; Kohl, Mechanik der Reizkrümmungen 1894, p. 67.

5) Noll, l. c. 1888 u. 1895. — Wiesner (l. c. 1880, II, p. 20) nimmt an, dass der positive Heliotropismus zu Stande komme, indem auf der beleuchteten Seite die Elasticität der Zellwände, dagegen auf der Schattenseite die Ductilität der Membran und der Turgor gesteigert werden. — Ob und inwieweit Hofmeister (Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 265; 1863, Bd. 3, p. 88; Pflanzenzelle 1867, p. 287) die Veränderung der elastischen Dehnbarkeit als nähere Ursache der geotropischen und heliotropischen Krümmungen ansieht, ist bei den unklaren Vorstellungen dieses Forschers über Spannung und Wachsthum nicht sicher zu sagen. Vgl. Pfeffer, Pflanzenphys. I. Aufl., Bd. II, p. 324, Anmerk.

6) Ueber die Veränderung der Wanddicke beim Krümmen vgl. Bd. II, p. 668. — v. Weinzierl (Sitzungsber. d. Wien. Akad. 1877, Bd. 76, Abth. I, p. 434) fand an positiv heliotropisch gekrümmten Pflanzentheilen für die Epidermis der Concavseite einen etwas höheren Elasticitäts- und Festigkeitsmodulus, als für die Epidermis der Convexseite. Jedoch ist noch zu entscheiden, ob dieses Resultat durch die Qualitätsänderung oder die ungleiche Verdickung der bezüglichen Membranen bedingt ist.

vermisst. Auch fehlen nähere Studien darüber, ob bei plötzlicher Abtödtung (durch Hitze etc.) derselbe Erfolg erzielt wird, wie bei Plasmolyse. Denn da bei der Einwirkung von Salzlösungen oft längere Zeit bis zur Aufhebung des Turgors verstreicht, so sind diese Versuche nicht streng beweisend[1]). Auch ist zu beachten, dass bei der Plasmolyse und bei der Abtödtung von Geweben Compressionen etc. von Zellen eintreten, und dass desshalb die Dimensions- und Krümmungsänderungen nicht allein durch die elastische Contraction der Zellwandungen bestimmt werden (II, § 17). Ferner wird die Zunahme der elastischen Dehnbarkeit in der Convexseite auch nur wahrscheinlich gemacht durch die Versuche Noll's[2]), bei welchen ein Spross, nach Beginn der geotropischen Bewegung, in der Krümmungsebene nach entgegengesetzter Richtung ausgebogen und dabei gefunden wurde, dass dieselbe Kraft einen etwas grösseren Ausschlag verursachte, wenn durch die Beugung die geotropische Krümmung verstärkt, also die Membranen der Convexflanke verlängert wurden. Ausserdem ist noch nicht genügend aufgeklärt, warum und wodurch bei Einwirkung einer Salzlösung zunächst häufig eine gewisse Zunahme und dann erst eine Abnahme der eben gebildeten tropistischen Krümmung eintritt[3]).

Einige Thatsachen über den mit der tropistischen Reaction verknüpften **Stoffwechsel** ergeben sich aus den Untersuchungen von G. Kraus[4]). Nach diesen hat das Horizontallegen eines parallelotropen Sprosses zur Folge, dass schon vor Beginn der geotropischen Krümmungsbewegung, und zwar besonders in der erdwärts gewandten Hälfte, der Gehalt an reducirendem Zucker erhöht und gewöhnlich der Säuregehalt etwas vermindert wird. Während der Krümmung tritt dann eine absolute Abnahme des Zuckers (zuweilen auch der freien Säure) in der convex werdenden Stengelhälfte ein. So fand G. Kraus (l. c. II, p. 49) in dem etiolirten Keimstengel der Bohne, nachdem dieser während 2 Stunden horizontal gelegen hatte, in der oberen Hälfte 0,2358 g, in der unteren Hälfte 0,2404 g (= + 0,0046) Zucker (d. h. Kupferoxyd reducirende Substanz). In anderen Sprossen dieser Pflanze, die weitere $^3/_4$ Stunden in horizontaler Lage zugebracht hatten, wurde in der zenithwärts gerichteten Stengelhälfte ein Zuckergehalt von 0,2095 g, in der unteren von 0,2074 g (— 0,0021) gefunden.

Gleichzeitig nimmt schon vor Beginn und während der geotropischen Krümmung der Wassergehalt in der erdwärts gewandten Sprosshälfte zu, so dass das specifische Gewicht des ausgepressten Saftes vermindert wird. So wurde z. B. von G. Kraus (l. c. II, p. 42) bei einem Stengel von Anthriscus silvestris, der 24 Stunden horizontal gehalten, aber noch wenig gekrümmt war, das specifische Gewicht des ausgepressten Saftes für die aufwärts gewandte Stengelhälfte zu 1,0240, für die erdwärts gewandte Hälfte zu 1,0226 (— 0,0014) bestimmt. Diese Resultate harmoniren mit der Thatsache, dass während der

---

1) Vgl. z. B. Fitting, Bericht. d. botan. Gesellsch. 1902, p. 380, u. Bd. II, p. 432.

2) Noll, l. c. 1888, p. 514; 1895, p. 56; Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1893, p. 417; Kohl, l. c. p. 73.

3) Noll, l. c. 1888, p. 517; 1895, p. 84; Pfeffer, Studien zur Energetik 1892, p. 247.

4) G. Kraus, Ueber die Wasservertheilung in d. Pflanze II, 1880, p. 38, und I, 1879, p. 23 (Separat. a. Abhandl. d. Naturforsch. Gesellsch. in Halle). Einige Thatsachen auch schon in Botan. Ztg. 1877, p. 596. — Dass diese Processe im sauerstofffreien Raume unterbleiben, wurde späterhin von Kraus dargethan. (Ueber die Wasservertheilung IV, 1884, p. 59.)

Krümmung in der convex werdenden Hälfte der plasmolytisch bemessene Turgorwerth abnimmt (dieses Buch, Bd. II, p. 668).

Beachtenswerth ist, dass sich nach G. Kraus (l. c. I, p. 24; II, p. 42) die genannten Veränderungen schon vor Beginn der Krümmung und auch in den nicht mehr krümmungsfähigen Stengeltheilen einstellen, dass dieselben also nicht nur die Folge des realisirten Wachsens und Krümmens sind. Demgemäss dürfte es sich wohl um Reactionen handeln, die ebenso durch die Reizwirkung der Schwerkraft ausgelöst werden, wie die Krümmungsbewegung und die, wo Krümmungsthätigkeit eintritt, bei der Ausführung dieser eine gewisse Rolle spielen. Uebrigens gehört auch die von Czapek beobachtete Zunahme einer Silber reducirenden Substanz zu denjenigen Reactionen, welche durch die Schwerkraft etc. vor Beginn der geotropischen Krümmung ausgelöst werden (II, p. 645). Da aber G. Kraus nur die Reductionswirkung auf alkalische Kupferlösung ermittelte, so ist es fraglich, ob die besprochenen quantitativen Veränderungen allein durch Zucker verursacht werden. Jedenfalls sind die beobachteten Vorgänge nur einige der Processe, die mit der Auslösung und der Ausführung der tropistischen Reaction direct oder indirect verknüpft sind. Es ist auch noch unentschieden, ob die tropistische Reizung eine Depression der Athmung verursacht, oder ob etwa eine Steigerung der Athmung dann eintritt, wenn die tropistische Reizung eine Wachsthumsbeschleunigung hervorruft (vgl. Bd. II, p. 618).

Ferner lässt sich nicht sagen, ob die mitgetheilten Erfahrungen für alle tropistischen Reizvorgänge Giltigkeit haben. Denn das folgt nicht daraus, dass G. Kraus (l. c. II, p. 41) ähnliche Resultate bei positiv heliotropischen Reactionen erhielt[1]. Ferner hat G. Kraus (l. c. I, p. 26) bei horizontal gehaltenen Wurzeln constatirt, dass sich schon vor Beginn der Krümmungsthätigkeit eine Zunahme des Wassergehaltes in der convex werdenden, also in diesem Falle in der aufwärts gewandten Hälfte einstellt. Beachtenswerth ist aber, dass in älteren Wurzeltheilen nach längerer Zeit, analog wie in einem Stengel, der Wassergehalt in der erdwärts gewandten Stengelhälfte zunimmt.

Veränderungen der beschriebenen Art werden aber nicht nur durch tropistische Reizungen, sondern auch, und zwar sehr schnell, bei dem Schütteln von Sprossen hervorgerufen, so dass z. B. nach G. Kraus[2] in einem entblätterten, wachsthumsthätigen Sprosse von Alliaria officinalis durch ein kräftiges Schütteln der Zuckergehalt von 0,1463 auf 0,1618 g erhöht wurde. Dabei ergab die convexe Hälfte des durch Schütteln gebeugten Sprosses (Bd. II, p. 64) einen etwas höheren Zuckergehalt und ein etwas höheres specifisches Gewicht des Presssaftes. Ein näheres Studium dieses interessanten Verhaltens dürfte wohl im Stande sein, unsere Kenntnisse über den Mechanismus von schnell und langsam verlaufenden Reizvorgängen wesentlich zu erweitern (vgl. z. B. II, p. 453 in Bezug auf Turgorwechsel als Ursache schneller Reizbewegungen).

---

1) Die geringen Differenzen machen es begreiflich, dass Wiesner (Die heliotrop. Erscheinungen 1878, p. 65) und Thate (Jahrb. f. wiss. Botan. 1882, Bd. 13, p. 718) in ihren minder sorgfältigen Untersuchungen keine Differenz des Wassergehaltes in den antagonistischen Hälften fanden.

2) G. Kraus, l. c. II, p. 69. Vgl. übrigens dieses Buch, Bd. II, p. 454, Anmerk. 3.

Abschnitt V.

Specielle Fälle.

§ 131.

Da wir für unsere Zwecke in erster Linie die Verbreitung, das Wesen und die Causalität der einzelnen Tropismen in das Auge zu fassen haben, konnten und können wir nicht näher auf alle die besonderen Combinationen eingehen, die in concreten Fällen zu Orientirungszwecken nutzbar gemacht sind. Wenn nun auch im 1. Abschnitt dieses Kapitels (§ 107—109) im allgemeinen auf die Complicationen hingewiesen ist, die durch das Zusammengreifen und Zusammenwirken von tropistischen mit anderen Reizungen und Bewegungen geschaffen werden, so dürfte es doch zur näheren Illustration vortheilhaft sein, im Folgenden wenigstens einige Orientirungen und Orientirungsbewegungen in die maassgebenden Factoren zu zergliedern. Bei diesen Betrachtungen werden wir wiederum sehen, dass häufig verwickelte Verhältnisse obwalten, und dass desshalb eine causale Aufhellung oft mit Schwierigkeiten verknüpft ist. Da zudem ein ähnliches Endresultat durch verschiedene Combinationen erzielt werden kann, so muss man sich hüten, nach den Erfahrungen in einem einzelnen Falle zu generalisiren.

Sind auch nicht alle Pflanzen in gleichem Grade zur Ausführung von Orientirungsbewegungen befähigt, so beweist doch die Realisirung der normalen Orientirung, dass unter den in der Natur gebotenen Verhältnissen in der Regel das Reactionsvermögen und die Actionsfähigkeit ausreichen, um die Pflanzen und ihre Organe in die angestrebte Lage zu bringen. Da aber die Actionsfähigkeit gewöhnlich mit dem Auswachsen erlischt, so geht das Orientirungsvermögen zumeist mit einem gewissen Alter verloren. Indess ist es für die Pflanze im allgemeinen nicht bedenklich, dass ältere Sprosse u. s. w. in einer ihnen aufgedrängten, abnormen Lage dauernd verbleiben, da die neuen Triebe u. s. w. durch ihr eigenes Reactionsvermögen immer wieder die normale Orientirung gewinnen. Beachtet man aber, dass es offenbar einen grösseren Aufwand von Energie und Material kosten würde, wenn die älteren Stengeltheile nicht nur den normalen Functionen (Tragfähigkeit etc.) genügen, sondern auch zugleich bewegungsfähig sein müssten, so kann man verstehen, dass es im allgemeinen für die Pflanze doch wohl öconomischer ist, in den ausgewachsenen Organen auf die Orientirungsfähigkeit zu verzichten, wenn auch damit gewisse Nachtheile verknüpft sind.

Wurzeln. Es ist allgemein bekannt, dass die Reizwirkung der Schwerkraft bei der Orientirung der Organe eine grosse Rolle spielt, und dass durch diese Reizung, sogleich bei der Keimung des Samens, die Aufwärtskrümmung des Stengels sowie die Abwärtskrümmung der Wurzel bewirkt wird (II, p. 546). In dieser positiv

geotropischen Richtung wächst dann die Wurzel weiter, sofern nicht durch andere Factoren eine Ablenkung verursacht wird. So wird die Wurzel durch den Hydrotropismus in zweckentsprechender Weise veranlasst, sich nach dem feuchteren Medium zu wenden (II, p. 586), und gelegentlich mag eine gewisse Ablenkung auch durch eine rheotropische (II, p. 588) oder durch eine aerotropische (II, p. 586) Reaction hervorgerufen werden[1]). Ferner biegt die Wurzel vermöge ihrer plastischen Eigenschaften (II, p. 64, 144) aus, wenn sie auf eine feste Widerlage (z. B. auf eine Steinplatte) trifft, und wächst dann, der Widerlage angeschmiegt, so lange weiter, bis sie den Rand erreicht hat und wiederum ihren positiv geotropischen Bestrebungen folgen kann[2]). Auf diese Weise, also ohne dass weitere Reizwirkungen nöthig sind, findet die Wurzel durch Hin- und Herbiegen sehr gut ihren Weg durch einen steinigen Boden, der ein geradliniges Fortwachsen nicht gestattet. Thatsächlich wird das Wegwenden der Wurzel von einem Steinchen etc. nicht durch einen Contactreiz verursacht (II, p. 459). Auch ist es fraglich, ob unter normalen Verhältnissen ein solches Wegwenden häufig dadurch hervorgerufen wird, dass die Reibung an festen Körpern eine einseitige Verletzung und dadurch eine Reizung der traumatisch sensibeln Wurzelspitze bewirkt (II, p. 590).

In Folge dieses plastischen Ausweichens hat die fortwachsende Wurzel sogar in einem steinigen Boden nur eine geringe Aussenarbeit zu vollbringen. Zu einer ansehnlichen Aussenleistung ist aber die plastische Wurzel nur befähigt, wenn das Ausbiegen in genügender Weise verhindert ist. Unter diesen Umständen wird auch von der Wurzel ein gewaltiger Druck gegen die Widerlage entwickelt. Ebenso wird durch die fortwachsende und sich zugleich verdickende apicale Partie eine sehr energische Keilwirkung ausgeübt, wie man sehr schön an der entsprechenden Sprengung einer Gipsplatte sieht, wenn man eine Wurzel zwischen zwei Glasplatten in einen Gipsguss gebracht hat[3]). Auf diese Weise werden auch im Boden mit grosser Energie zwei Steinchen auseinandergetrieben, wenn sich die Wurzelspitze zwischen dieselben eingedrängt hat.

Bei dem geringen Widerstand, den die Wurzel in einem normalen Boden findet, wird gewöhnlich schon durch das Gewicht des Samens, sowie durch die Bedeckung dieses mit etwas Erde, eine Widerlage geschaffen, die ausreicht, um das Eindringen in den Boden zu sichern und somit ein Emporheben des Samens durch die sich streckende Wurzel zu verhindern. In vielen Fällen wird indess durch Schleimstoffe, durch frühzeitiges Hervorbrechen von Haaren etc. eine bessere Fixirung des Samens erzielt[4]). Für das ungehemmte Vordringen der Wurzel in den Boden ist es ferner wichtig, dass erst hinter der Streckungs-

---

1) Ueber Heliotropismus vgl. Bd. II, p. 575. — Ueber die Beeinflussung des Reactionsvermögens durch Stimmungsänderungen siehe z. B. Bd. II, § 121, 122. Ueber Beeinflussung des Wachsens und der Gestaltung der Wurzeln durch die Aussenbedingungen etc. vgl. Bd. I, § 26; F. Freidenfelt, Flora 1902, Ergzbd. p. 115.

2) Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1893, p. 362. Vgl. auch dieses Buch Bd. II, p. 144.

3) Pfeffer, l. c. p. 369, 240, sowie dieses Buch, II, § 35.

4) Pfeffer, l. c. p. 365. — Ueber das Hervorbrechen der Sprosse aus dem Boden vgl. Pfeffer, l. c. p. 383, und die dort citirte Literatur, sowie Areschoug, Beiträge zur Biologie d. geophilen Pflanzen 1896.

zone (II, p. 9) die Seitenwurzeln hervortreten, deren plagiotrope Richtung durch ihren Klinogeotropismus erzielt wird, während die Seitenwurzeln höherer Ordnung gewöhnlich nicht geotropisch reagiren (II, p. 563).

Auch bei den **Rhizomen**, sowie bei ähnlichen Organen, dürfte zumeist und der Hauptsache nach die Orientirung durch die Reizwirkung der Schwerkraft erzielt und regulirt werden. Wir haben auch schon gehört, dass viele Rhizome sich diageotropisch einstellen, dass gewisse Rhizome durch den autogenen oder aitiogenen Stimmungswechsel zu einer positiv geotropischen Reaction veranlasst werden (II, p. 564, 613, 615), und dass speciell die Rhizome von Adoxa, Circaea etc. bei Beleuchtung positiv, im Dunkeln aber transversal geotropisch reagiren (II, p. 615). Diese letztgenannten Rhizome werden also durch ihren positiven Geotropismus so lange in den Boden geführt, bis in Folge der Lichtabnahme eine diageotropische Stimmung und Reaction eingetreten ist. Aber auch bei denjenigen Rhizomen, bei welchen das Licht nicht in der besagten Weise, sowie auch nicht durch seinen heliotropischen Einfluss, wirksam ist, wird, wie es öcologisch nothwendig ist, die Tiefenlage durch die aus der Bodenbedeckung entspringenden Verhältnisse regulirt, und vermuthlich wird diese Regulation oft durch den geotropischen Stimmungswechsel vermittelt. Allerdings ist noch nicht genügend aufgehellt, in wie weit etwa durch die ungleiche Vertheilung von Sauerstoff, Kohlensäure, Wasser, sowie durch die Temperaturdifferenzen etc., im Boden tropistische oder umstimmende Wirkungen erzielt werden, oder ob durch die Entfernung zwischen den Rhizomen und den oberirdischen Theilen der Pflanze, d. h. durch die hiervon abhängige Veränderung der Wechselbeziehungen, die geotropische Stimmung u. s. w. modificirt wird. Denn dass letzteres sehr wohl möglich ist, ergiebt sich aus den überaus mannigfachen Reizungen und Beeinflussungen, die durch den Stoffverkehr und die Gesammtheit der correlativen Beziehungen vermittelt werden (II, § 45, 46). Zudem ist es bekannt, dass die geotropische Stimmung gewisser Rhizome erheblich verändert wird, wenn die bisherigen correlativen Verhältnisse, z. B. durch totale oder partielle Entfernung der oberirdischen Organe, alterirt werden (vgl. II, p. 612).

Vermuthlich spielen die angedeuteten Wechselbeziehungen, wie es Rimbach[1]) annimmt, öfters eine hervorragende Rolle. Dass sie aber nicht allein

---

1) A. Rimbach, Beiträge z. wiss. Botan. von Fünfstück 1899, Bd. 3, p. 177, sowie die in diesem Bd. II, p. 16 citirten, seit 1893 publicirten Arbeiten dieses Forschers. — Wenn auch schon länger bekannt war, dass Rhizome, Knollen etc. eine gewisse Tiefenlage annehmen (vgl. die bei Rimbach, l. c. angegebene Lit.), so wurden doch erst von Rimbach nähere Studien über die Ursache dieses Verhaltens angestellt. Begreiflicherweise reagiren nicht alle Rhizome in exacter Weise, und so kommt es, dass manche Rhizome, sogar bei Gleichheit der Bedingungen, in Bezug auf die Tiefenlage einen grösseren Spielraum zeigen. So erklärt es sich vielleicht, dass P. E. Müller (Botan. Centralbl. 1896, Bd. 66, p. 22) eine Regulirung der Tiefenlage durch die reactionelle Eigenthätigkeit verwirft, also die Tiefenlage durch zufällige, mechanische Bedingungen zu Stande kommen lässt, unter denen die Arbeit der Regenwürmer (die ohne Frage eine accidentelle Rolle spielt) von hervorragender Bedeutung sein soll. Thatsachen über das subterrane Leben und die Tiefenlage finden sich ausserdem z. B. bei T. W. C. Areschoug, Beitr. z. Biolog. d. geophilen Pflanzen 1896; Goebel, Organographie 1898, p. 646.

und in allen Fällen entscheidend sind, beweisen schon diejenigen Rhizome, deren geotropische Reaction durch die Beleuchtung verändert wird, sowie die Erfahrung, dass die Tiefenlage auch mit der Beschaffenheit des Bodens variiren kann. Jedenfalls muss es möglich erscheinen, dass die tropistische Stimmung, ebensogut wie die Wachsthums- und Gestaltungsthätigkeit des subterranen Wurzel- und Sprosssystems, durch die Beschaffenheit des Bodens (Dichte, Durchlüftung, Sauerstoffgehalt, Kohlensäuregehalt etc.) beeinflusst wird (I, p. 135). Derartige Beeinflussungen haben ja auch zur Folge, dass das Wurzelsystem einer Pflanze, trotz verschieden tiefer Aussaat oder Einpflanzung, eine bestimmte Tiefenlage anstrebt (I, p. 139). Wahrscheinlich wirken hierbei vielfach die correlativen Beziehungen zu den oberirdischen Organen regulirend mit. Speciell bei der Bestockung des Getreides soll nach Schellenberg[1]) dieser regulirende Reizeinfluss durch die Beleuchtung der bezüglichen Blätter geschaffen werden.

Aber nicht nur Rhizome, sondern auch Zwiebeln, Knollen u. s. w., die keine auffällige Krümmungs- und Bewegungsfähigkeit besitzen, stellen mit der Zeit annähernd wieder die normale Tiefenlage her, wenn die bedeckende Bodenschicht reducirt oder vermehrt wird. Das wird, wie schon mitgetheilt wurde (II, p. 16, u. die hier citirte Lit.), wenigstens zum Theil dadurch erreicht, dass die Knolle etc. durch die Verkürzung der Zugwurzeln tiefer in den Boden gezogen wird. Indem aber nach Rimbach bei einer gewissen Bodentiefe diese Zugwurzeln nicht mehr entstehen oder eine horizontale Lage annehmen, ist dafür gesorgt, dass auf diese Weise die Knollen u. s. w. nur bis zu einer bestimmten Tiefe befördert werden. Selbstverständlich kann sich eine solche Beförderung auch mit anderen Bewegungsmitteln combiniren.

In der Luft befindliche Stengel. Da auf die oberirdischen Organe, neben der Schwerkraft, auch das Licht einwirkt, so gestalten sich bei ihnen die Verhältnisse complicirter, besonders auch desshalb, weil für die Orientirung nicht nur die tropistische, sondern auch die diffuse Lichtwirkung, und zwar in verschiedener Weise und in verschiedenen Combinationen, in Betracht kommt (II, § 107—109, 126)[2]). Auch kann an den oberirdischen Organen durch die mechanische Wirkung des Eigengewichts eine gewisse oder auch eine weitgehende Ablenkung von der anderweitig angestrebten Orientirung bewirkt werden (II, p. 657).

Analog wie bei den Wurzeln, ist auch bei den oberirdischen Sprossen zur Erzielung der Verticalstellung in der Regel die Reizwirkung der Schwerkraft, in diesem Falle also der negative Geotropismus, nutzbar gemacht[3]). Die

---

1) H. C. Schellenberg, Untersuch. üb. d. Lage der Bestockungsknoten beim Getreide 1902, p. 21 (Sep. a. Forschung. a. dem Gebiete d. Landwirthschaft). Vgl. dieses Buch Bd. I, p. 139.

2) Wir lassen im Folgenden die Feuchtigkeitsverhältnisse, die mechanische Wirkung des Windes u. s. w. unberücksichtigt, die bei der Richtung oberirdischer Organe im allgemeinen nicht oder doch nur secundär in Betracht kommen. Ueber die Richtwirkung des Hydrotropismus in gewissen Fällen vgl. Bd. II, §. 116.

3) Ueber Vorkommen und Fehlen von Geotropismus und Heliotropismus vgl. Bd. II, § 110, 112. Aus diesen Angaben ist auch z. Th. die Betheiligung dieser Factoren bei Richtungsbewegungen zu ersehen. — Nähere Angaben über Gestaltung, Symmetrie und Richtungsverhältnisse finden sich u. a. in den Bd. II, p. 5 citirten Lehrbüchern etc.

Seitensprosse behalten dann entweder die plagiotrope Lage, die sie vermöge der Eigenrichtung annehmen (II, § 119), oder werden durch aitiogene Einflüsse in eine bestimmte Gleichgewichtslage übergeführt (vgl. II, § 107). Letzteres pflegt auch bei vielen Laubblättern der Fall zu sein, bei denen in zweckentsprechender Weise die orientirende Wirkung des Lichtes in den Vordergrund tritt. Uebrigens vermag die heliotropische Wirkung auch an geotropisch gerichteten Sprossen eine starke Ablenkung zu erzielen (II, p. 574, 617).

Die Blattorientirungen lassen wir vorläufig unberücksichtigt und wenden uns den Richtungsursachen der Stengel, und zwar zunächst den **Ausläufern und den sogenannten kriechenden Sprossen** zu[1]). Bei diesen wird, analog wie bei den Rhizomen (II, p. 675), die horizontale oder schief aufsteigende Lage in vielen Fällen durch einen transversalen Geotropismus verursacht, der entweder im Dunkeln und am Licht (z. B. bei Fragaria vesca, grandiflora) unverändert bleibt oder sich (z. B. bei Lysimachia nummularia, Polygonum aviculare, Rubus caesius, Vinca major, Stachys sylvatica) derart ändert, dass im Dunkeln eine mehr oder minder verticale, am Lichte aber eine schief aufsteigende, eine horizontale oder sogar eine abwärts geneigte Lage zu Stande kommt. Demgemäss findet man im Freien die Sprosse der zuletzt genannten Pflanzen an sehr sonnigen Standorten dem Boden angepresst, und zwar zum Theil selbst dann, wenn sie sich zu diesem Zwecke abwärts neigen müssen, während sie an schattigen Localitäten (auch schon zwischen Gras) mehr oder minder aufstrebend gerichtet sind. Auch kann man durch Verdunkelung oder Beleuchtung jederzeit veranlassen, dass der actionsfähige Theil des Sprosses allmählich (in 1—2 Tagen) in die den Beleuchtungsverhältnissen entsprechende geotropische Gleichgewichtslage übergeht.

Die Befähigung zu diesem geotropischen Stimmungswechsel durch die Beleuchtung ist natürlich specifisch verschieden ausgebildet und kann sich sogar bei derselben Pflanze mit den Entwickelungsbedingungen, der morphologischen Dignität u. s. w. derart ändern, dass z. B. bei Glechoma hederacea die im Frühjahr entstehenden Ausläufer bei Verdunkelung eine erhebliche, die späterhin entstehenden aber eine geringe oder gar keine geotropische Aufrichtung ausführen[2]). So ist es zu verstehen, dass Czapek (l. c.) bei dieser Pflanze, ebenso bei den Ausläufern von Potentilla reptans, bei Verdunkelung keine Lagenänderung beobachtete, die von Maige (l. c. p. 340) auch bei der letztgenannten Pflanze gefunden wurde.

Bei gewissen Pflanzen wird aber eine Modification des Geotonus durch die Temperaturverhältnisse hervorgerufen. Auf diese Weise wird erzielt, dass sich die aufstrebenden Sprosse von Veronica chamaedrys, Lamium purpureum bei erheblicher Erniedrigung der Temperatur ansehnlich, sogar bis zur Horizontal-

---

1) A. B. Frank, Die natürl. wagerechte Richtung etc. 1870, p. 17; Botan. Ztg. 1873, p. 36; Fr. Czapek, Sitzungsber. d. Wien. Akad. 1895, Bd. 104, Abth. I, p. 1234, 1249; Fr. Oltmanns, Flora 1897, p. 24; A. Maige, Annal. d. scienc. naturell. 1900, VII sér., Bd. 11, p. 334. [Massart, L'irritabilité d. plantes superieures 1902, p. 13.]

2) Maige, l. c.; Oltmanns, l. c. p. 25. Ueber den Einfluss innerer u. äusserer Bedingungen auf die Bildung von Ausläufern vgl. Maige, l. c.; Goebel, Organographie 1901, p. 640. [Klebs, Willkürliche Entwickelungsänderungen bei Pflanzen 1903.]

stellung senken (Bd. II, p. 495). Die auf diese Weise und die durch den photischen Stimmungswechsel verursachten geotropischen Bewegungen werden sich also entgegenarbeiten, wenn ein Organ, das eine photische und thermische Umstimmung erfährt, gleichzeitig in erhöhte Beleuchtung und in erhöhte Temperatur gebracht wird.

Frank (l. c., vgl. auch II, p. 560), der zuerst die Orientirung der behandelten Sprosse näher untersuchte, erkannte richtig, dass die constante diatrope Lage durch Transversalgeotropismus verursacht wird, während er die mit der Beleuchtung veränderliche Lage aus dem Antagonismus von negativem Geotropismus und dem mit dem Lichte veränderlichen negativen Heliotropismus zu erklären suchte. Thatsächlich handelt es sich aber in diesem Falle um eine geotropische Gleichgewichtslage, die sich mit dem Lichte ändert, weil die geotropische Stimmung durch das Aussenmaass der Beleuchtung modificirt wird. Es folgt dieses, wie Czapek[1]) darthat, unter anderm daraus, dass die fraglichen Lagenänderungen bei Lichtwechsel auch dann eintreten, wenn für allseitig gleiche Beleuchtung gesorgt ist, und dass am Klinostaten (nach Eliminirung der einseitigen Schwerkraftwirkung) die fraglichen Orientirungsbewegungen, trotz des diffusen Beleuchtungswechsels, unterbleiben. Unter diesen Umständen reagiren sogar die Sprosse von Lysimachia nummularia und verschiedener Pflanzen bei einseitiger Beleuchtung schwach positiv (Czapek, l. c. p. 1236), die kriechenden Sprosse einiger anderer Pflanzen schwach negativ heliotropisch (Maige, l. c. p. 358).

Die Ausläufer und kriechenden Sprosse der Mehrzahl der oben genannten Pflanzen sind nach Czapek und Maige von Haus aus physiologisch radiär und werden erst durch die Ueberführung und das Verharren in der plagiotropen Stellung (in analoger Weise wie der Epheu vgl. II, p. 661) transitorisch dorsiventral[2]). Ist mit dieser transitorischen Induction, wie es öfters der Fall sein dürfte, ein gewisses epinastisches Krümmungsbestreben verknüpft[3]), so wird dieses bei der Orientirung ebensogut eine Rolle mitspielen, wie der etwa vorhandene positive oder negative Heliotropismus. Dasselbe gilt für das Eigengewicht, durch das die dünnen Ausläufer bei grösserer Länge unvermeidlich mechanisch herabgebogen werden (II, p. 657), während die active Erhebung der kürzeren Sprosse zeigt, dass sie das statische Moment des Eigengewichtes zu überwinden vermögen. Jedenfalls wird aber durch diese und andere Factoren nur eine Abweichung von der geotropisch angestrebten Orientirung bewirkt.

In der besprochenen Weise wird die plagiotrope Orientirung nicht einmal bei allen ausläuferartigen und rhizomartigen Organen hergestellt[4]). Jedenfalls sind aber die Laubblätter und andere klinoheliotropische Objecte (II, § 107, 109) Beispiele dafür, dass eine gegen das Loth geneigte Lage durch die überwiegende, tropistische Wirkung des Lichtes erzielbar ist. Ebenso kommt unter den in der Natur gebotenen Bedingungen häufig aus dem Zusammenwirken von negativem Geotropismus und negativem Heliotropismus eine (in Bezug auf das Loth) plagiotrope Stellung zu Stande. Das ist auch der Fall, wenn ein parallelogeotropes

---

1) Czapek, l. c. p. 1235. Vgl. ferner Oltmanns, sowie Maige, l. c.

2) Ueber Stimmungswechsel durch Licht und andere Ursachen siehe Bd. II, § 121, 122; vgl. auch Bd. II, p. 508.

3) Maige, l. c. p. 340; Czapek, l. c. p. 1235; de Vries, Arbeit. d. botan. Instit. in Würzburg 1872, Bd. 1, p. 271.

4) Ueber die Ausläufer von Mucor stolonifer vgl. Bd. II, p. 565, 576.

Organ durch einseitige Beleuchtung zu einer positiv heliotropischen Krümmung veranlasst wird (II, p. 556).

Marchantia. Als Beispiel für die Orientirung durch die Beleuchtung sollen hier die plagiotropen Sprosse (Thallome) von Marchantia polymorpha besprochen werden[1]. Nachdem der Thallus einmal durch die einseitige Beleuchtung stabil dorsiventral inducirt ist (Bd. II, p. 181), verhält er (sowie seine Auszweigungen) sich wie ein inhärent dorsiventrales Organ, das gegenüber dem Lichte eine ähnliche Gleichgewichtslage annimmt, wie selbstbewegliche Laubblätter (II, § 132). Bei guter Beleuchtung findet man demgemäss den Thallus annähernd senkrecht gegen die Lichtrichtung, also unter normalen Verhältnissen plagiotrop gegen die Lothlinie orientirt. Dass aber die Beleuchtung in entscheidender Weise die Orientirung beherrscht, geht daraus hervor, dass sich der Thallus stets plagiophototrop einstellt, also auch dann, wenn er dadurch gegenüber der Schwerkraftrichtung in eine inverse oder beliebige andere Situation gebracht wird[2]. Zudem kommt die plagiophototrope Orientirung auch am Klinostaten, d. h. bei Eliminirung dieser einseitigen Schwerkraftwirkung, zu Stande.

Der Thallus reagirt indess auch geotropisch, wie sich daraus ergiebt, dass er sich (auch wenn er nicht etiolirt ist) im Dunkeln senkrecht aufrichtet, während mit Zunahme der Beleuchtung die Neigung gegen die Verticale zunimmt (Sachs, Czapek l. c.). Im näheren ist aber noch nicht entschieden, ob der Thallus stets negativ geotropisch reagirt, ob sich also negativer Parallelogeotropismus und Plagiophototropie entgegenarbeiten, oder ob (wie Czapek annimmt) mit der Beleuchtung die geotropische Stimmung in ähnlicher Weise wechselt, wie bei gewissen Ausläufern (II, p. 677), so dass sich unter normalen Verhältnissen bei der Erreichung der Ruhelage Plagiogeotropismus und Plagiophototropismus unterstützen.

Die Versuche von Sachs (l. c. p. 244) ergaben, dass sich der Thallus von Marchantia bei Anwendung einer Centrifugalkraft von ca. $3^1/_2$ g (bei gewöhnlicher Beleuchtung) annährend senkrecht gegen die (horizontale) Richtung der Fliehkraft stellt, während die einer schwächeren Centrifugalwirkung ausgesetzten (dem Mittelpunkt der rotirenden Scheibe genäherten) Objecte eine gegen das Loth und gegen die Centrifugalrichtung geneigte Lage annahmen. Dabei bleibt aber unentschieden, ob der Erfolg durch das Zusammenwirken von Plagiogeotropismus oder negativem Parallelotropismus mit der orientirenden Lichtwirkung erzielt wurde[3]. Wie der Thallus bei einer allseitig gleichen Beleuchtung auf den Richtungsreiz der Schwer-

---

1) Sachs, Arbeit. d. botan. Instit. in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 229; Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 260; Sitzungsber. d. Wien. Akad. 1895, Bd. 104, I, p. 1238.

2) Demgemäss wird sich ein horizontal (mit der Oberseite nach oben) aufgestellter Thallus bei schiefer Beleuchtung senken, wenn die morphologische Spitze der Lichtquelle zugewandt ist, während eine Hebung des Thallus eintritt, wenn die fortwachsende Spitze umgekehrt gerichtet ist. Bei Beachtung des Gesagten sind auch leicht die Gleichgewichtslagen abzuleiten, welche die auf den verschiedenen Flächen eines Torfwürfels erzogenen Pflänzchen bei normaler und einseitiger Beleuchtung annehmen. Vgl. Sachs, l. c. p. 232.

3) Ausserdem ist zu beachten, dass in diesen Versuchen die sich aus Centrifugalwirkung und Schwerkraft ergebende Resultante in Betracht zu ziehen ist. Vgl. Bd. II, p. 566.

kraft reagirt, ist noch nicht sichergestellt. Ein Versuch von Czapek (l. c. 1898, p. 263), aus welchem dieser folgert, dass sich speciell die am Klinostaten erzogenen radiären Thalluslappen (II, p. 182) diageotrop verhalten, ist nicht einwandsfrei.

Mit der Constatirung, dass die plagiotrope Orientirung schon allein durch die einseitige Beleuchtung verursacht wird, ist natürlich noch nicht entschieden, ob dieser Effect durch eine einzelne Reizwirkung oder durch das Zusammenwirken verschiedener Reizwirkungen des Lichtes erzielt wird (II, § 108). Beachtet man, dass der Thallus in die plagioheliotrope Lage immer übergeht, gleichviel, ob er zu diesem Zwecke eine convexe oder concave Krümmung der morphologischen Oberseite annehmen muss, so ist klar, dass einem (mit der Dorsiventralität zusammenhängenden) epinastischen oder hyponastischen Krümmungsbestreben keine entscheidende Bedeutung zukommen kann. (Vgl. auch das fernerhin über Epheusprosse Gesagte.) Indess ist durch die bisherigen Untersuchungen noch nicht ermittelt, ob der im Dunkeln erzogene Thallus im Lichte (bei allseitig gleicher Beleuchtung) durch Photonastie (II, § 96) eine epinastische Einkrümmung erfährt, die bei Steigerung der diffusen Beleuchtung zunimmt. Durch die Plagiophototropie ist es natürlich bedingt, dass die Orientirungsbewegung des Thallus, je nach der Aufstellung gegen die Lichtquelle, dieser zugewandt oder abgewandt (im positiven oder negativen Sinne gerichtet) sein muss (II, § 107). Bei Beleuchtung der Unterseite erfährt diese demgemäss so lange eine concave Einkrümmung, bis die normale Orientirung der Oberseite gegen das Licht hergestellt ist[1]. Diese Reaction können wir indess nicht als positiven Heliotropismus ansprechen, weil die Bewegung nur anfangs gegen die Lichtquelle gerichtet, späterhin aber von dieser abgewandt ist. Wir müssen eben bekennen, dass wir auch in diesem Falle nicht den Complex von Factoren durchschauen, der bewirkt, dass eine Störung diejenigen Reactionen hervorruft, welche auf die Wiederherstellung des Gleichgewichts (der plagiophototropen Lichtorientirung) berechnet sind.

Bemerkt sei noch, dass Sachs (l. c. p. 239) die Plagiotropie des Marchantiathallus durch das Zusammengreifen von negativem Geotropismns, positivem Heliotropismus der Unterseite und Epinastie der Oberseite, Czapek (l. c. 1898) aber durch das Zusammenwirken von Diaphototropismus, photonastischer Epinastie und dem mit der Beleuchtung variabeln Diageotropismus zu Stande kommen lässt. Es ist aber zu beachten, dass in den wichtigen Untersuchungen von Sachs, sowie auch fernerhin, die Fragen nicht so weit zergliedert und präcisirt wurden, als es in Obigem geschah, und dass demgemäss die empirische Klarstellung verschiedener Punkte noch aussteht. Uebrigens sind die Inflorescenzstiele von Marchantia parallelogeotrop sowie paralleloheliotrop und nehmen bei schiefer Beleuchtung, in Folge der relativ hohen heliotropischen Empfindlichkeit, eine nahezu der Lichtrichtung parallele Lage ein (Sachs, l. c.).

Die Orientirung des **Prothalliums der Farne** wird ebenfalls durch den Plagioheliotropismus beherrscht, und wie bei Marchantia wird durch die einseitige Beleuchtung der Unterseite das Bestreben hervorgerufen, die Oberseite durch eine entsprechende Einkrümmung wiederum in die Lichtstellung zu bringen[2].

---

[1] Diese Wendungen wurden schon beobachtet von M. Mirbel, Rech. anatom. et physiol. sur le Marchantia 1835, Sep. aus Nouvell. Annal. d. Museum d'Histoire naturelle Bd. I. Vgl. ferner Czapek, 1898, l. c. p. 262.

[2] Leitgeb, Flora 1877, p. 174; 1879, p. 317.

Da aber bei dem Prothallium die Dorsiventralität nur labil inducirt ist, und durch Beleuchtung der Unterseite allmählich umgekehrt wird (II, p. 182), so wird auf diese Weise zugleich die normale Orientirung des bildungsthätigen und actionsfähigen Theiles des Prothalliums hergestellt. Eine Orientirungsbewegung unterbleibt demgemäss, wenn sie nicht bald nach Beleuchtung der Unterseite zur Ausführung kommen kann.

Hedera helix[1]. Auch bei dem Stengel dieser Pflanze wird durch einseitige Beleuchtung eine labile Dorsiventralität inducirt (II, p. 186) und im Zusammenhang damit eine plagiotrope Orientirung des Sprosses verursacht. Demgemäss pressen sich die aufstrebenden Sprosse der verticalen Mauer an und krümmen sich, wenn sie über diese hinauswachsen, derart vom Lichte hinweg, dass sie eine aufstrebende oder horizontale Lage gewinnen, um dann bei weiterer Verlängerung durch die eigene Last herabgebeugt zu werden[2].

Da die Sprosse bei allseitig gleicher Beleuchtung (am Klinostaten) radiär bleiben (Czapek l. c. 1895, p. 1236), und da ferner die Dorsiventralität durch Beleuchtung der Unterseite umgekehrt werden kann, so ist erwiesen, dass es sich um eine labile und localisirte Induction handelt[3]. Ist somit das Licht zur Induction der Dorsiventralität nothwendig, so ist doch nicht endgiltig entschieden, ob, wie es scheint, die dorsiventrale Induction und die plagiotrope Orientirung schon allein durch die einseitige Beleuchtung bewirkt werden kann, oder ob die Mitwirkung des Schwerkraftreizes bei beiden Vorgängen oder nur bei den Orientirungsbewegungen in irgend einer Weise erforderlich ist.

Thatsächlich reagiren die Sprosse von Hedera geotropisch, jedoch werden sie von Sachs (l. c. p. 269) als negativ, von Czapek (l. c. 1898, p. 358) als transversal geotropisch angesehen. Wenn aber, wie Sachs (l. c. p. 264) angiebt, bei Flankenstellung (d. h. bei horizontaler Lage der Krümmungsebene, also vermuthlich auch bei Eliminirung des geotropischen Reizes) nur eine geringe epinastische Einkrümmung eintritt, während bei verticaler Aufstellung des apicalen Sprosstheiles die Krümmung sowohl im Dunkeln als im Licht so weit geht, dass allmählich die plagiotrope Lage hergestellt wird, so darf man auf eine plagiogeotrope Reaction schliessen, die nicht, wie bei gewissen Ausläufern, durch diffuses Licht modificirt wird. Dieser Plagiogeotropismus muss aber mit der inducirten Dorsiventralität zusammenhängen, da die radiären Sprosse augenscheinlich parallelogeotrop reagiren.

---

1) Sachs, Arbeit. d. botan. Instit. in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 257; Czapek, Jahrb. f. wiss. Botan. 1898, Bd. 32, p. 258; Sitzungsber. d. Wien. Akad. 1895, Bd. 104, I, p. 1236; Oltmanns, Flora 1897, p. 26.

2) Das hypocotyle Glied, sowie die Blüthensprosse werden nicht dorsiventral und reagiren geoparallelotrop.

3) Voraussichtlich hängt es mit der langsamen Krümmungsthätigkeit und der verhältnissmässig schnellen Umkehrung der Dorsiventralität zusammen, dass bei Beleuchtung der Unterseite des Epheusprosses nur eine geringe Hinkrümmung zur Lichtquelle und dann eine Wegkrümmung vom Lichte erfolgt (Sachs, l. c. p. 267). Der Epheuspross verhält sich also wie ein Farnprothallium, das bei Beleuchtung der Unterseite an der Ausführung der zunächst angestrebten Orientirungsbewegung verhindert ist.

Falls die einseitige Beleuchtung zur plagiotropen Orientirung ausreicht, so haben wir diese Reaction (ebenso wie bei Marchantia etc.) wiederum als Plagiophototropismus zu bezeichnen. Dabei bleibt offen, ob dieser durch eine einfache Auslösung zu Stande kommt, oder ob vielleicht die plagiotrope Lage aus dem Zusammengreifen einer durch die (diffuse) Beleuchtung geförderten Epinastie und einer positiv heliotropischen Reaction oder aus anderen Combinationen resultirt (II, § 109). Auch ist es noch fraglich, in wie weit etwa in dem dorsiventral inducirten Stengel durch den Wechsel der diffusen Beleuchtung eine photonastische Bewegung (II, § 96) verursacht wird. — Czapek (l. c. p. 258) lässt die plagiotrope Orientirung durch das Zusammenwirken von Phototropismus, Diageotropismus und Photonastie, Sachs (l. c. p. 266) durch den Antagonismus einer besonderen Art von negativem Heliotropismus und von negativem Geotropismus zu Stande kommen.

Plagiotrope Zweige von Kraut- und Holzpflanzen. Aus der vorstehenden Besprechung einiger plagiotroper Organe, die in ausgezeichneter Weise eine aitiogene Orientirung erfahren, ist zugleich zu ersehen, dass verschiedene Combinationen benutzt werden, und dass nicht einmal in den am besten untersuchten Fällen alle mitwirkenden Factoren exact ermittelt sind. Das ist natürlich noch weniger bei solchen Objecten der Fall, die minder eingehend studirt wurden, und für welche oft nur aus einigen Beobachtungen und Versuchen abgeleitet ist, ob die Orientirung vorwiegend von der Reizwirkung des Lichtes oder der Schwerkraft ausgeht. Ohne auf Einzelheiten einzugehen sei hier nur bemerkt, dass sich z. B. die plagiotropen Sprosse von Cucurbita pepo[1]), Linaria cymbalaria[2]), Tropaeolum majus[3]) in den Hauptzügen und insbesondere darin an die Epheusprosse anschliessen, dass durch die einseitige Beleuchtung eine dorsiventrale Induction verursacht wird. Diese tritt allerdings bei Tropaeolum derart zurück, dass man ebensogut von einem typischen Plagioheliotropismus sprechen kann, der in Verbindung mit der negativ geotropischen Gegenwirkung die klinotrope Orientirung herbeiführt.

Ebenso wie bei den radiären und labil dorsiventralen Organen ist auch bei den inhärent dorsiventralen, plagiotropen Organen die Empfindlichkeit gegen Licht und Schwerkraft in relativ ungleichem Grade ausgebildet. Im allgemeinen ist eine überwiegende Orientirungswirkung des Lichtes besonders bei solchen Organen zu erwarten, bei denen es wichtig ist, dass sie (wie die Laubblätter, der Thallus von Marchantia etc.) eine bestimmte Flächenorientirung gegen die Lichtrichtung annehmen. Denn diese Orientirung ist, bei der Veränderlichkeit der Lichtrichtung, mit Hilfe der Schwerkraftreizung selbst dann nicht in allen

---

1) Czapek, Flora 1898, p. 427; Noll, Landwirthschaftl. Jahrb. 1901, Ergzbd. p. 425.

2) Oltmanns, Flora 1897, p. 26.

3) Sachs, l. c. p. 271. Vgl. auch Bd. II, p. 577. — Einige weitere Angaben über die Induction von Dorsiventralität, sowie über die plagiotrope Orientirung von labil oder stabil dorsiventralen Sprossen finden sich in der Bd. II, p. 186 citirten Literatur. — Erwähnt sei, dass es z. B. noch unentschieden ist, ob bei der Induction der Dorsiventralität und der plagiotropen Orientirung von Polygonatum multiflorum das Licht oder die Schwerkraft (bezw. beide zusammen) wirksam sind. Vgl. Vöchting, Bewegungen der Blüthen und Früchte 1882, p. 148; Frank, Die natürl. wagerechte Richtung von Pflanzentheilen 1870, p. 21.

Fällen gewinnbar, wenn sich die geotropische Gleichgewichtslage mit dem Ausmaasse der diffusen Beleuchtung verändert (II, p. 677). Thatsächlich scheint die phototropische Reactionsfähigkeit in ansehnlichem Grade bei chlorophyllführenden Flachstengeln und ferner dann ausgebildet zu sein, wenn die Lichtorientirung des Stengels von Bedeutung ist, um die Blätter in eine gute Lichtlage zu bringen. So verhalten sich z. B. die plagiotropen Sprosse von Atropa belladonna, Pilea, Pellionia, Goldfussia anisophylla, Selaginella[1]), bei denen indess zum Theil die Orientirungswirkung der Schwerkraft (die auch bei Laubblättern vorhanden ist, II, § 132) dominirt.

Bei den normalerweise schief aufstrebenden (radiären oder dorsiventralen) Seitensprossen, die als Träger der sich selbstthätig orientirenden Blätter functioniren, ist aber die tropistische Lichtwirkung häufig gering[2]), so dass eine seitliche Beleuchtung oft nur eine schwache oder auch keine merkliche heliotropische Krümmung verursacht. Dabei kann eine so weit gehende geotropische Empfindlichkeit vorhanden sein, dass nach einer Veränderung der Lage die radiären Stengel (analog wie die Seitenwurzeln II, § 110) immer wieder dieselbe Neigung gegen die Lothlinie gewinnen, und dass epinastische Stengel eine entsprechende Orientirungsbewegung ausführen (vgl. II, § 109). Jedoch wird bei manchen Krautpflanzen, sowie bei vielen Holzpflanzen nur eine geringe geotropische Reactionsfähigkeit der primären oder secundären Sprosse oder auch beider gefunden, so dass die Reizwirkung der Schwerkraft öfters nur eine mässige oder keine Rolle bei der plagiotropen Orientirung spielt.

Bei den Bäumen (ebenso bei den Sträuchern) lassen schon der aufstrebende Wuchs und, in manchen Fällen, die plagiotropen Richtungsverhältnisse gewisser Auszweigungen erkennen, dass äussere Einflüsse und insbesondere die Schwerkraft bei der Orientirung betheiligt sind. Wenn aber, wie es sehr oft zutrifft, die Zweige (erster oder höherer) Ordnung in ganz verschiedener Neigung zur Verticalen stehen und nach dem Ausbiegen in der aufgedrängten Richtung fortwachsen, so folgt daraus, dass die plagiotrope Stellung nicht (direct) durch die tropistische Wirkung der Schwerkraft oder eines anderen Agens bewirkt wird. Indess sind diese Aeste nach den ausgedehnten Untersuchungen Baranetzky's[3]) negativ geotropisch empfindlich, erfahren aber keine geotropische Krümmung (und stellen sich demgemäss nicht auf einen bestimmten geotropischen Grenzwinkel ein), weil gleichzeitig ein epinastisches Krümmungsbestreben ausgelöst wird, welches der negativ geotropischen (hyponastischen) Action das Gleichgewicht hält.

---

1) Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 265. Vgl. auch Wiesner, Bericht. d. botan. Gesellsch. 1902, p. 321; [Sitzungsber. der Wiener Akad. 1902, Abth. I, Bd. 111, p. 733].

2) Vgl. z. B. de Vries, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1872, Bd. 1, p. 271; Frank, l. c.

3) Baranetzky, Flora 1901, Ergzbd. p. 138. Ausgedehnte Versuche wurden zuerst angestellt von Frank, l. c. Vgl. ferner de Vries, l. c.; H. Vöchting, Organbildung im Pflanzenreich 1884, II, p. 4, 98; J. Wiesner, Bericht. d. botan. Gesellsch. 1902, p. 321. [Wiesner, Sitzungsber. d. Wiener Akad. 1902, Bd. 111, Abth. I, p. 733.] — In der Regel spielt die tropistische Wirkung des Lichtes bei der Orientirung der Zweige keine wesentliche Rolle.

Die Existenz dieser epinastischen Krümmungsbestrebung ergiebt sich daraus, dass Baranetzky bei allen untersuchten Holzpflanzen (Prunus, Fraxinus, Tilia, Ulmus, Philadelphus etc.) an der actionsfähigen Zweigspitze eine entsprechende Einkrümmung eintreten sah, wenn er einen plagiotropen Zweig vertical aufwärts oder abwärts aufstellte oder denselben durch Drehung am Klinostaten der einseitigen Schwerkraftwirkung entzog. Da stets diejenige Flanke epinastisch reagirte, die in der plagiogeotropen Lage zenithwärts gerichtet war, so handelt es sich um die Activirung einer Epinastie, die (unabhängig von dem morphologischen Bau) durch den Schwerkraftreiz inducirt wird[1]. Und zwar liegt eine transitorische und umkehrbare Induction vor, wie sich daraus ergiebt, dass die Krümmung allmählich selbstthätig wieder ausgeglichen wird, und dass nunmehr sowohl die vertical aufgestellten, als auch die am Klinostaten befindlichen Zweige in der ihnen aufgedrängten Richtung geradlinig fortwachsen. Aus dem Unterbleiben dieser (epinastischen) Incurvation bei den (unter normalen Aussenbedingungen) plagiotrop gerichteten Zweigen folgt schon, dass ein compensirendes, negativ geotropisches Krümmungsbestreben ausgelöst wird. Dieses kommt nach Baranetzky thatsächlich zur Ausführung, wenn ein Zweig horizontal gelegt wird, der zuvor vertical stand oder durch Aufenthalt am Klinostaten längere Zeit der tropistischen Reizwirkung der Schwerkraft entzogen war. Demnach wird die epinastische Bestrebung langsamer inducirt, hält aber, bei Sistirung des Reizes, länger an, als die negativ geotropische (hyponastische) Induction. Da nun diese epinastische Tendenz auch in völlig geraden Sprossen besteht, so kann sie nicht, wie Baranetzky annimmt, durch die Krümmung ausgelöst werden, die allerdings, wo sie realisirt wird, stets eine auf die Ausgleichung hinarbeitende Gegenreaction erweckt (II, p. 365, 596). Uebrigens werden voraussichtlich in vielen Fällen durch dasselbe Agens differente Auslösungen und antagonistische Bestrebungen hervorgerufen (II, § 108, 109).

Wie schon früher (II, § 119) hervorgehoben wurde, ist die fragliche geotropische Actionslosigkeit nur möglich, wenn bei Veränderung der Neigung die epinastischen und hyponastischen Bestrebungen in demselben Verhältniss zu- oder abnehmen. Da nun alle physiologischen Reactionsfähigkeiten variabel sind, so werden zur selbstregulatorischen Veränderung der Lage voraussichtlich sowohl die Modification der geoepinastischen, als auch der geohyponastischen Reaction, sowie unter Umständen wohl auch die Entwickelung einer autogenen Epinastie etc. oder anderweitiger Reactionsfähigkeiten u. s. w. verwandt[2]. Sofern aber eine

---

1) Vgl. Bd. II, p. 183, 681.

2) Natürlich kann eine bestimmte Gleichgewichtslage auch durch den Antagonismus einer autogenen (oder auf andere Weise erzeugten) Epinastie und des negativen Geotropismus erzielt werden (vgl. z. B. Bd. II, § 132 für Blätter; über autogene Epinastie siehe auch Bd. II, § 79, 80). Aus einem solchen Antagonismus hat de Vries (l. c. p. 269) den Plagiotropismus aller Sprosse etc. zu erklären versucht (vgl. die Kritik bei Baranetzky, l. c. p. 141). Dieser Auffassung schliesst sich auch Wiesner (1902 l. c.) an, der, soweit ich aus der vorläufigen Mittheilung ersehen kann, die Lagenänderungen immer durch Variation der Epinastie, also bei Constanz der negativ geotropischen Action, zu Stande kommen lässt. Da diese einseitige Auffassung nicht zulässig ist, so ist somit auch die Annahme nicht gerechtfertigt, dass bei mittlerer Wachsthumsschnelligkeit die autogene Epinastie den Maximalwerth erreiche, und dass desshalb, sowohl bei weiterer Zunahme, als auch bei Verminderung der Zuwachsbewegung, die geotropische Aufrichtung zunehme. Ein solcher Zusammenhang besteht übrigens sicher nicht in allen Fällen (vgl. II, § 121), und wenn er sich, in zweckentsprechender Anpassung, bei gewissen Objecten findet, so ist damit kein Causalverständniss des physiologischen Geschehens gewonnen. Uebrigens ist an verschiedenen Stellen betont, dass

Krümmungsbewegung nachweislich durch den Schwerkraftreiz veranlasst wird, werden wir, unserm Principe (II, § 107) gemäss, auch in diesem Falle von einer geotropischen Reaction reden, unbekümmert um die näheren Vorgänge, aus welchen die Bewegung resultirt. In diesem Sinne liegt also eine positiv geotropische Reaction vor, wenn ein Seitenspross den decapitirten Gipfel der Tanne ersetzt (II, p. 612), oder wenn ohne Verletzung, wie es gelegentlich vorkommt, bei anderen Pflanzen gewisse Triebe sich geoparallelotropisch erheben. Beachtet man ferner, dass durch die autogene Regulation, sowie durch den directen und indirecten Einfluss der verschiedenen Aussenbedingungen, specifisch und local verschiedene, kleinere Richtungsveränderungen verursacht werden, so muss es begreiflich erscheinen, dass durch die Gesammtheit dieser Factoren, in Verbindung mit der (autogenen und aitiogenen) Orientirung der Knospen[1]) und dem Einfluss der Aussenbedingungen auf die Ausgestaltung der verschiedenen Sprosse (vgl. II, Kap. VI, VII), sowie durch die mechanische Wirkung des Eigengewichts (II, p. 657) u. s. w., die specifischen (und doch in gewissen Grenzen veränderlichen) Gruppirungen und Orientirungen des Auszweigungssystems geschaffen werden.

Dass bei längeren Zweigen durch das hohe statische Moment immer eine gewisse und zum Theil eine sehr ansehnliche Herabbeugung bewirkt wird, ist allbekannt[2]). Dagegen sind die wachsthumsthätigen Zweigspitzen im allgemeinen tragfähig genug, um ein nennenswerthes Ausbiegen durch das Eigengewicht zu verhindern und um eine Aufkrümmung mit grosser Energie auszuführen[3]). Das gilt auch für die jungen Triebe von Pinus sylvestris etc., die sich nach ihrer geotropischen Aufrichtung nicht, wie Baranetzky (l. c.) annimmt, durch eine Lastkrümmung senken, da nach Wiesner (l. c. p. 326) zu einer solchen Krümmung bei Pinus laricio das 15—30fache des Zweiggewichts nöthig ist.

Nach den Untersuchungen von Vöchting[4]) und Baranetzky[5]) ist es aber wahrscheinlich, dass, wenigstens bei gewissen Trauervarietäten, durch eine Lastkrümmung die Senkung der Zweige erfolgt, deren Spitze nunmehr, wie bei vielen Zweigen, in der aufgedrängten, hängenden Richtung weiter wächst.

Wenn es nach dem Mitgetheilten möglich erscheint, dass sogar die Zweige derselben Pflanze, je nach den obwaltenden Bedingungen, erhebliche Reactionsdifferenzen ergeben, so müssen doch nähere Untersuchungen aufhellen, wie es kommt, dass Frank (l. c.) bei den Zweigen verschiedener Holzpflanzen (im Dunkeln und am Licht) nach der Ablenkung eine Rückkehr in die frühere Gleichgewichtslage fand, während eine solche Rückkehr von Baranetzky (l. c.) nicht beobachtet wurde. Auch die von Frank[6]) beobachteten Orientirungs-

---

in bestimmten Fällen eine ausgesprochene und zum Theil sehr wirkungsvolle autogene Epinastie (oder Hyponastie) vorhanden ist. Vermuthlich findet sich eine solche auch in einigen der Objecte, die Baranetzky untersuchte, und bei denen dieser Forscher keine autogene Epinastie annimmt [Wiesner, Sitzungsber. d. Wiener Akad. 1902, Bd. 111, Abth. I, p. 733].

1) Vgl. Goebel, Organographie 1898; Wiesner, l. c. p. 326.

2) Vgl. Bd. II, p. 667. Beispiele finden sich in den Schriften von Frank, de Vries, Baranetzky.

3) Vgl. Bd. II, p. 657. Wenn, wie es vorkommt (II, p. 652), die schon ausgewachsenen Zweige noch eine Aufkrümmung ausführen, so wird hierdurch die bisherige mechanische etc. Senkung der Aeste theilweise oder ganz ausgeglichen.

4) Vöchting, Organbildung im Pflanzenreiche 1884, II, p. 90; Botan. Zeitung 1880, p. 595.

5) Baranetzky, l. c. p. 216.

6) Frank, l. c. p. 22. Siehe auch Czapek, Jahrb. f. wiss. Botan. 1898, Bd. 32, p. 267.

torsionen der bereits dorsiventral inducirten Zweige von Abies-arten (II, p. 183) sind wohl sicherlich nicht, wie Baranetzky (l. c. p. 203) vermuthet, einfache, mechanische Belastungsdrehungen. (Weiteres über Torsionen siehe II, § 132.)

§ 132. Fortsetzung.

Laubblätter. Aus der natürlichen Lage der Blätter, sowie aus der Thatsache, dass diese Lage nach der Ablenkung, und zwar nöthigenfalls mit Hilfe von Torsionsbewegung, wiedergewonnen wird, ist ohne weiteres zu ersehen, dass den Laubblättern ein ausgezeichnetes Orientirungsvermögen zukommt. Diese Fähigkeit ist allerdings in specifisch verschiedenem Grade ausgebildet, und es gibt Blätter (Erica, Dracophyllum, Viscum etc.), die nur autogen, d. h. in bestimmter Richtung gegen den Stengel orientirt und demgemäss in verschiedenster Weise gegen die Lothlinie gestellt sind. Auf diese Blätter, sowie auf Einzelheiten über die Orientirungsbewegungen haben wir indess nicht einzugehen, da unsere Aufgabe nur darin bestehen kann, im allgemeinen die Mittel und Wege zu kennzeichnen, die zur Orientirung gut reagirender Blätter benutzt werden[1]. Weil es darauf ankommt, das Chlorophyll in günstige Beleuchtungsverhältnisse zu bringen, so ist es verständlich, dass bei den photometrischen, insbesondere bei den dorsiventralen Blättern, das Bestreben zumeist dahin geht, die Blattfläche senkrecht gegen das stärkste diffuse Licht zu orientiren (euphotometrische Blätter Wiesner's), während sich gewisse andere Blätter annähernd parallel zur Einfallsrichtung des Lichtes stellen. Wenn ein solches Streben bei bestimmten Blättern erst bei intensiver Beleuchtung bemerklich wird, so ist dieses, wie auch die Formänderung gewisser Blätter u. s. w., als eine zweckentsprechende Schutzeinrichtung aufzufassen[2].

Die aitiogene Orientirungsthätigkeit der Blätter wird wiederum in der Hauptsache durch Licht und Schwerkraft verursacht. Die Thatsache, dass die gut reagirenden Blätter nach der Ablenkung auch im Dunkeln, nöthigenfalls mittelst Torsionen, annähernd die natürliche Lage wieder gewinnen[3], beweist, dass schon der Schwerkraftreiz[4] zur Erzielung einer bestimmten Orientirung ausreicht.

---

1) Literat. Bonnet, Untersuchung. üb. d. Nutzen d. Blätter 1762, p. 45; M. H. Dutrochet, Rech. anatom. et physiologiques 1824, p. 126; Frank, Die natürl. wagerechte Richtung von Pflanzentheilen 1870; Bot. Ztg. 1873, p. 72; H. de Vries, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1872, Bd. 1, p. 223; J. Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen 1880, II, p. 39; Biolog. Centralbl. 1899, Bd. 19, p. 1; Ch. Darwin, Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881; Fr. Darwin, Linnean Society Journal 1881, Bd. 18, p. 420; O. Schmidt, Das Zustandekommen d. fixen Lichtlage blattartiger Organe 1883; F. Noll, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1885—1887, Bd. 3, p. 189 u. 315; Flora 1892, Ergzbd. p. 265; H. Vöchting, Bot. Ztg. 1888, p. 501; G. Krabbe, Jahrb. f. wiss. Botan. 1889, Bd. 20, p. 211; Schwendener u. Krabbe 1892 (Gesammelte Abhandl. von Schwendener Bd. 2, p. 255); Oltmanns, Flora 1892, p. 231; Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 269; Flora 1898, p. 429. [Wiesner, Biolog. Centralbl. 1903, Bd. 23, p. 209; Bericht. d. bot. Gesellsch. 1902, Generalvers. (p. 84).]

2) Vgl. Bd. I, p. 343; Wiesner, Biolog. Centralbl. 1899, Bd. 19, p. 1.

3) Näheres in den oben citirten Schriften.

4) Dass die Centrifugalkraft ebenso wirkt wie die Schwerkraft, wurde constatirt von Dutrochet, Mémoires etc., Bruxelles 1837, p. 312; Vöchting, Bot. Ztg. 1888, p. 549. Ueber Marchantia siehe Bd. II, p. 679.

Jedoch überwiegt in der Regel, analog wie bei Marchantia (II, p. 679), die Lichtwirkung derart, dass sich die Blätter plagiotrop gegen die Lichtrichtung, also so orientiren, dass die Lichtstrahlen ungefähr senkrecht auf die Oberfläche des (dorsiventralen) Blattes treffen, das also bei horizontal einfallendem Licht seine Oberfläche nach dem Horizont, bei Beleuchtung von unten nach der Erde wendet. Da dieser Erfolg eintritt, gleichviel ob die Orientirungsbewegung gleichsinnig oder entgegengesetzt zu den epinastischen Eigenbestrebungen (II, p. 556) gerichtet ist, so folgt, dass die Epinastie überwunden wird, dass also das Blatt plagiophototropisch reagirt, d. h. schon allein durch den Lichtreiz zur Annahme der klinotropen oder diatropen Lage veranlasst wird (vgl. II, § 119).

Analoge Erfahrungen und Erwägungen zeigen, dass dem Blatt ausserdem Plagiogeotropismus zukommt. Denn eine dementsprechende Orientirung tritt ebenso bei gleichsinniger, wie bei antagonistischer Richtung der geotropischen und epinastischen Bestrebungen ein. Es ist übrigens durchaus zweckmässig, dass (abgesehen von Epinastie u. s. w.) Plagiogeotropismus und Plagioheliotropismus in der besagten Art ausgebildet sind. Denn auf diese Weise wird unter normalen Verhältnissen bereits durch die geotropische Reizung eine Orientirung des Blattes gewonnen, die entweder schon eine günstige Lichtlage gewährt, oder doch in eine solche zumeist durch eine mässige phototropische Orientirungsbewegung übergeführt werden kann.

Wir haben bei diesen Betrachtungen nur die eigenen Orientirungsbewegungen der Blätter im Auge, die allein in Frage kommen, wenn der fixirte Stengel durch seine Krümmungsthätigkeit nicht mitwirken kann. Diese Blattbewegungen werden mit Vorliebe in den Stiel oder auch (z. B. bei den sitzenden Blättern) in der Lamina ausgeführt[1]. Da es sich zumeist um Nutationsbewegungen handelt, erlischt die Bewegungsthätigkeit mit der Wachsthumsfähigkeit. Es ist aber zweckentsprechend, dass letztere in gewissen Partien des Blattes oft verhältnissmässig lange anhält (II, p. 651), dass also das Blatt eine gewisse und oft eine längere Zeit nach dem Auswachsen des Stengels zu Orientirungsbewegungen befähigt ist. Diese Befähigung bleibt bei den Blättern, die mit Variationsgelenken ausgestattet sind, gewöhnlich bis zu dem Lebensende erhalten (II, p. 650).

Nach dem Mitgetheilten kann kein Zweifel bestehen, dass den Blättern Plagiogeotropismus und Plagioheliotropismus zukommt, dass also für die klinotrope Orientirung nicht, wie de Vries[2] auch für die Blätter annimmt, das Zusammenwirken von negativem Parallelogeotropismus und (autogener) Epinastie nothwendig ist. Natürlich wird aber die angestrebte plagiogeotrope Lage (ebenso die plagioheliotrope Lage u. s. w.) mehr oder minder durch anderweitige Factoren

1) Weiteres über diese Punkte, sowie über die selbständige Orientirungsthätigkeit der Fiederblättchen, findet sich in den citirten Schriften. Ueber das Wachsthum und die Wachsthumsvertheilung in Blättern vgl. auch Bd. II, p. 11, und die dort citirte Lit. — Die Frage, ob die Lamina oder der Stiel, bezw. beide, den tropistischen Reiz percipiren, ist Bd. II, p. 603 behandelt.

2) H. de Vries, l. c.; ebenso Wiesner, l. c. Frank, Darwin, Vöchting, Krabbe u. A. nehmen dagegen Plagiogeotropismus und Plagioheliotropismus an. Vgl. die Bd. II, p. 686 citirte Literatur, sowie Bd. II, p. 560.

modificirt. Zu diesen gehört die oft sehr ansehnliche autogene Epinastie, die sich darin kund giebt, dass sich die actionsfähigen Blätter stark zurückschlagen, wenn sie nach Eliminirung des einseitigen Schwerkraftreizes (am Klinostaten) in die



Fig. 75. Coleus spec. Die in Fig. *A* in normaler Verticalstellung gezeichnete Pflanze wurde in horizontaler Lage auf den Klinostaten gebracht. In Folge der Eliminirung der geotropischen Wirkung hatten sich dann die Blätter im Laufe von 24 Stunden in die in Fig. *B* dargestellte Lage begeben.

autogene campylotrope Gleichgewichtslage übergehen, Fig. 75 (vgl. II, p. 556)[1]. Zudem scheint die Epinastie bei gewissen Blättern bei Zunahme der diffusen

---

1) Fr. Darwin, l. c. 1881, p. 426; Vöchting, l. c. 1888, p. 534; Krabbe, l. c. 1889, p. 248; Schwendener u. Krabbe, l. c. 1892, p. 340 u. s. w. Die Epinastie wurde schon von de Vries durch das Verhalten bei Flankenstellung (Blattfläche vertical bei Horizontallage des Blattes) ermittelt. Da beim Umkehren der Pflanze Epinastie und Plagiogeotropismus gleichsinnig zusammenwirken, so erfolgt eine schnelle fortschreitende Einkrümmung. Aus dem Bd. II, p. 679 in Bezug auf den Heliotropismus Gesagten ergiebt sich, dass man desswegen nicht von negativem Parallelogeotropismus reden kann (vgl. auch Bd. II, § 109). Erzielt man durch entsprechende Aufstellung eine derartige plagiotropistische Gleichgewichtslage, dass das Blatt stärker eingekrümmt ist als in der autocampylotropen Gleichgewichtslage, so wird eine gewisse (hyponastische) Ver-

Beleuchtung gesteigert zu werden[1]. So wird vielleicht öfters durch die photonastische Wirkung verursacht, dass Blätter in hellem Lichte sich stärker abwärts krümmen, bei schwacher Beleuchtung und im Dunkeln aber sich erheben. Ferner bewirkt das Eigengewicht eine gewisse und zuweilen sogar eine erhebliche Senkung. Indess beweist schon die Thatsache, dass die plagiogeotrope Orientirung auch im Wasser[2], also bei Umkehrung der Richtung des mechanischen Zuges eintritt, dass das Zustandekommen dieser Orientirung nicht von der Lastkrümmung abhängt.

Sofern nach einer Ablenkung die normale Orientirung nicht durch eine einfache Krümmungsbewegung herstellbar ist, so werden (genügende Actionsfähigkeit vorausgesetzt) complicirte Wendungen oder wirkliche Torsionen angewandt, um das dorsiventrale Blatt (zumeist auf dem kürzesten Wege) in die ihm zukommende Gleichgewichtslage (vgl. II, § 109) zurückzuführen. Da auch diese Orientirungsbewegungen unter Wasser[3] ausgeführt werden, so ist schon damit erwiesen, dass es sich um active Bewegungen, also nicht, wie de Vries[4] annimmt, um passive Drehungen handelt, die durch das Blattgewicht verursacht werden.

Die Orientirungstorsionen werden einmal durch die Schwerkraft (im Dunkeln)

---

minderung der Krümmung eintreten, wenn man die Pflanze baldigst auf den Klinostaten bringt. In diesem Falle war also in der tropistischen Gleichgewichtslage keine epinastische Gegenwirkung vorhanden.

1) Vgl. Bd. II, p. 487 und die dort citirte Literatur. An dieser Stelle ist ferner mitgetheilt, dass es auch Pflanzen giebt, deren Blätter im Dunkeln sich stärker zurückschlagen. Es ist übrigens in den meisten Fällen nicht genügend sichergestellt, inwieweit die Lagenänderung durch wirkliche Photonastie erzielt wird, oder durch die tropistische etc. Wirkung, die sich ja ebenfalls mit der Lichtintensität ändert (II, p. 624). Ferner wird es sich bei den autogen dorsiventralen Blättern wohl in vielen, jedoch vielleicht nicht in allen Fällen um eine von dem Schwerkraftreiz unabhängige Photonastie handeln. Sofern aber die Mitwirkung des Schwerkraftreizes nothwendig ist, kann man ebensogut von einem durch die Beleuchtung verursachten geotropischen Stimmungswechsel reden (II, p. 512, 614). Jedenfalls giebt es Blätter (manche Gramineen etc.), die auch bei guter Beleuchtung durch den Schwerkraftreiz in eine steil aufgerichtete Stellung gebracht werden. Die ansehnliche Rückwärtskrümmung anderer Blätter — gleichviel wie sie zu Stande kommt — verursacht, dass sich die sog. Wurzelblätter, besonders bei starker Beleuchtung, fest an den Boden pressen und sich nach dem Ausgraben der Pflanze auch wohl noch weiter zurückschlagen (vgl. z. B. Frank, l. c. 1870, p. 45; Ch. Darwin, Insectenfressende Pflanzen 1876, p. 343; Wiesner, l. c. 1880, p. 43; Fr. Darwin, l. c. 1881, p. 430; Vöchting, Bewegungen d. Blüthen und Früchte 1882, p. 179) [F. W. Neger, Flora 1903, p. 371]. — Früher (II, § 99, 100) ist bereits mitgetheilt, dass auch durch Thermonastie, Hydronastie etc. eine Lagenänderung bewirkt werden kann. — Die transitorischen Verschiebungen der Gleichgewichtslage (Schlafbewegungen, II, § 96 ff.) durch Licht und Temperaturwechsel lassen wir hier unberücksichtigt. — Ueber autogene Aenderung der Epinastie etc. siehe II, § 79—81.

2) Bonnet, l. c. 1762, p. 61; Frank, Bot. Ztg. 1873, p. 55; Noll, l. c. p. 222.

3) Siehe die in der vorigen Anmerkung citirten Schriften.

4) H. de Vries, l. c. 1872, p. 266; Wiesner, l. c. 1882, O. Schmidt, l. c. 1883. Dass ein Blatt z. B. bei seitlicher Krümmung ein gewisses statisches Torsionsmoment auf den Blattstiel ausübt, ist klar. Doch zeigen die Versuche in Wasser, sowie andere Experimente, dass die Bewegungsenergie ausreicht, um mehr als die eigene Last zu überwinden. Siehe z. B. Vöchting, l. c. 1888, p. 552 und Noll, l. c. 1885—1887, p. 220, 337, die gleiche Resultate auch für Blüthen erhielten. — Ferner kommen die Senkungen und Torsionen an Aesten sicher nicht in allen Fällen rein mechanisch zu Stande, wie Baranetzky annimmt (Flora, Ergzbd. 1901, p. 211, 194). Vgl. Bd. II, p. 686.

und ausserdem, und zwar in hervorragender Weise, durch eine geeignete einseitige Beleuchtung ausgelöst[1]). Das letztgenannte Reactionsvermögen ist allerdings bei vielen Pflanzen nur bei Mitwirkung des einseitigen Schwerkraftreizes vorhanden. Denn nach Eliminirung dieses (am Klinostaten) reagiren die Blätter von Viola, Dahlia nicht mehr auf einseitige Beleuchtung, und bei den Blättern von Phaseolus, Soja, Acacia wird die Lichtorientirung (wie es in Folge der Zurückkrümmung der Blätter [II, p. 906] möglich ist) ohne Torsion erreicht[2]). Wenn in diesen Fällen die Torsion desshalb unterbleiben dürfte, weil sie zur Erreichung des Zieles nicht nöthig ist, so deutet doch der Indifferentismus der Blätter von Viola etc. darauf hin, dass in anderen Fällen die Befähigung zur Lichtorientirung (durch Torsion) in irgend einer Weise von der Mitwirkung des geotropischen Reizes abhängig ist. Dass ein solches Zusammenwirken nicht immer nothwendig ist, beweisen die Blüthen von Viola, die auch am Klinostaten durch einseitige Beleuchtung zu einer heliogenen Torsionsorientirung veranlasst werden[3]). Eine Torsionsorientirung wird aber bei den meisten dorsiventralen Blüthen nicht durch Licht, wohl aber (z. B. bei Aconitum, Delphinium, Scrophularia) in ausgezeichneter Weise durch die tropistische Reizwirkung der Schwerkraft verursacht[4]).

Ebensogut wie eine Krümmung kann durch ein einzelnes tropistisches Agens auch eine Torsion, d. h. diejenige Thätigkeit erweckt werden, welche unter Umständen zur Herstellung der Gleichgewichtslage nothwendig ist, die bei den reactionsfähigen (physiologisch) dorsiventralen Organen nur besteht, wenn eine Seite in bestimmter Weise gegen die Angriffsrichtung des Lichts, der Schwerkraft etc. orientirt ist[5]). Dieses Endziel, das wir hier allein in das Auge fassen, wird nach einer entsprechenden Ablenkung im allgemeinen durch eine complicirte Bewegungscurve erreicht, da epinastische und tropistische Krümmungen mit den Torsions- und Retorsionsvorgängen in verwickelter und local verschiedener Weise zusammengreifen[6]).

Aus der Einstellung gegen die Reizrichtung folgt zugleich, dass die Orientirung

---

1) Ueber die Bezeichnungen Geotortismus (Geostrophismus) und Heliotortismus (Heliostrophismus) vgl. Bd. II, p. 540.

2) Schwendener u. Krabbe, l. c. 1892, p. 339. Aehnliche Resultate theilte auch schon Krabbe, l. c. 1889, p. 244 mit.

3) Schwendener u. Krabbe, l. c. 1892, p. 327. Auf dem Klinostaten erfahren nach Vöchting (l. c. 1888, p. 534) auch die Blätter von Malva neglecta eine ausgezeichnete Lichtorientirung. Jedoch muss ich dahingestellt lassen, ob bei dieser Pflanze wirkliche Lichttorsionen eintreten. Gleiches gilt auch für die von Fr. Darwin (l. c. 1881, p. 426) beobachteten Lichtorientirungen am Klinostaten. — Uebrigens dürfte es noch andere Blüthen und Blätter geben, die schon allein durch den Lichtreiz zu Torsionen veranlasst werden. Vgl. z. B. Schwendener u. Krabbe, l. c. p. 335, 348.

4) Noll, l. c. 1885—1887; Schwendener u. Krabbe, l. c. 1892.

5) Vgl. Bd. II, § 551. Eine derartige Orientirung tritt bei einem dorsiventralen Organe nur ein, wenn es tropistisch empfindlich ist, setzt aber jedenfalls eine physiologische Dorsiventralität voraus. Da letztere in dem wahrnehmbaren Bau nicht ausgesprochen sein muss, so will es nichts sagen, dass Schwendener u. Krabbe (l. c. p. 317) bei den Blüthenstielen von Aconitum etc. einen sichtbaren dorsiventralen Bau nicht finden konnten. (Ueber die Internodien von Philadelphus vgl. II, p. 694.) Dementsprechend ist bei labiler Dorsiventralität die Orientirung von der Induction jener abhängig (vgl. Bd. II, p. 681). Andererseits verhalten sich nach Vöchting (Jahrb. f. wiss. Bot. 1893, Bd. 25, p. 179) die bei schwachem Lichte ausgebildeten, kleinen Blüthen von Impatiens wie radiäre Organe.

6) Näheres über den Verlauf bei Noll, l. c., sowie bei Schwendener l. c. — Ueber die Retorsion u. s. w. siehe diesen Bd. II, p. 654.

im wesentlichen durch die tropistische Sensibilität des Blattes oder der Blüthe bestimmt wird, dass also eine von der Tragachse ausgehende Richtwirkung ebensowenig eine entscheidende Rolle spielt wie bei den Seitenwurzeln (II, p. 562), die als radiäre Organe ohne Wendungen und Torsionen in die geotropische Gleichgewichtslage gelangen. Thatsächlich lässt sich auch durch die entsprechende Lenkung der Beleuchtungsrichtung erzielen, dass ein Blatt in der phototropischen Gleichgewichtslage jeden gewünschten Winkel mit der Tragachse bildet, also dieser letzteren entweder die Oberseite, die Unterseite oder eine Seitenkante zuwendet. Es ist aber leicht einzusehen, dass ein kataklinotropes Blatt durch den Schwerkraftreiz zumeist so orientirt wird, dass seine Oberseite, bei verschiedener Ablenkung der Tragachse, wieder der durch die Längsachse des Tragstengels gelegten Verticalebene zugewandt ist. Dasselbe gilt auch für die geotropisch empfindlichen, dorsiventralen Blüthen von Aconitum etc., deren Stiel (analog wie das Blatt bezw. der Blattstiel) so lange krümmungsthätig ist, bezw. tordirt, bis er und mit ihm die Blüthe die bestimmte Orientirung gegen das Loth und damit gegen die durch die Tragachse gelegte Verticalebene angenommen hat[1]). Es sprechen somit diese und andere Erfahrungen keineswegs dafür, dass, wie Noll[2]) annimmt, bei der Orientirung der dorsiventralen Blüthen (bezw. bei den orientirenden Torsionsbewegungen) ein von der Tragachse ausgehender richtender Einfluss (Exotropie) in hervorragender Weise mitwirkt.

Natürlich hängt die tortistische Reactionsbefähigung von den Eigenschaften eines Organes und somit auch von den correlativen Einflüssen der Tragachse etc. ab. Durch diese Beziehungen wird ja die zumeist inhärente morphologische und physiologische Dorsiventralität der Blätter und Blüthen bestimmt (II, p. 186). Ferner ist es z. B. eine Folge der so mannigfachen correlativen Umstimmungen (II, p. 612), dass beim Durchschneiden der Blüthenstandsachse von Orchis die der Schnittwunde zunächst stehende Blüthenknospe durch eine einfache geotropische Krümmung, also nicht (wie es sonst geschieht) durch eine geotropische Torsion, in die normale Orientirung gebracht wird[3]). Ausserdem wird durch die Torsion eine Gegenreaction erweckt, die z. B. verursacht, dass die Drehung im Blattgelenk von Phaseolus nach Aufhebung des tortistischen Reizes ausgeglichen wird. Weiter giebt es auch bei den Blättern autogene Torsionen, durch welche z. B. bei den (übrigens aitiogen orientirungsfähigen) Blättern von Allium ursinum und Alströmeria die in der Knospe invers orientirte Blattoberseite in die gewöhnliche (autogene) Lage gebracht wird[4]).

Der Complex von Factoren, durch den die Wachsthumsthätigkeit (bezw. bei Variationsbewegungen die Expansionsthätigkeit) so dirigirt wird, wie es die

---

1) Nach Czapek (Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 279) wird die Orientirungstorsion des Blüthenstiels von Aconitum auch nach Entfernung der Blüthe ausgeführt, während R. Meissner (Bot. Centralbl. 1894, p. 12) unter diesen Umständen ein negatives Resultat erhielt. Uebrigens gilt das Gesagte auch dann, wenn einmal die Blüthe etc. das den Reiz percipirende Organ sein sollte.

2) Noll, Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1885—87, Bd. 3, p. 367; Flora 1892, Ergzbd. p. 273. Der im Text eingenommene Standpunkt entspricht im wesentlichen der Auffassung von Schwendener u. Krabbe 1892, Gesammelte Abhandlungen Bd. II, p. 255.

3) Noll, l. c. p. 329.

4) Czapek, Flora 1898, p. 249, u. die dort citirte Lit.; Goebel, Organographie 1898, p. 495. — Ueber autogene Torsionen vgl. Bd. II, § 79.

mechanische Ausführung einer Torsion erfordert[1]), ist weder für die autogenen, noch für die aitiogenen Torsionen bekannt. Jedenfalls zeigen aber z. B. die autogenen Vorgänge, dass Torsionen, wie es nicht anders zu erwarten ist, ohne Krümmungsbewegungen zu Stande kommen, die allerdings bei den uns hier beschäftigenden Orientirungstorsionen in der Regel nicht fehlen werden. Damit ist aber nicht gesagt, dass diese Krümmungen eine Bedingung für die Realisirung der Torsion sind, die nach Schwendener und Krabbe[2]) in der Weise, wie es Noll[3]) annimmt, nämlich durch das Zusammenwirken von zwei verschieden gerichteten Krümmungsprocessen, nicht erzielt werden kann. Dagegen ist es sehr wohl möglich, dass durch die Combination von zwei Reizen eine Torsion erzielt wird. So lehrt die Erfahrung, dass unter Umständen erst durch die Induction von stabiler oder labiler Dorsiventralität die Bedingungen für eine geogene oder heliogene Torsion geschaffen werden. Ferner giebt es, wie wir bereits vernahmen (II, p. 690), dorsiventrale Blätter, bei welchen die heliogene Orientirungstorsion bei Eliminirung des einseitigen Schwerkraftreizes unterbleibt.

Nach dem Mitgetheilten sind nunmehr, wenigstens in den Hauptzügen, die Bewegungen und Orientirungen verständlich, welche die selbstbeweglichen Blätter ausführen und annehmen, wenn der Spross gewaltsam oder durch seine Eigenthätigkeit in eine schiefe, horizontale oder vertical abwärts gewandte Lage gebracht und in dieser gehalten wird. Wird z. B. eine Pflanze (Chenopodium, Coleus, Helianthus etc.) umgekehrt und die Krümmungsthätigkeit der Hauptachse verhindert, so erfahren die Blätter durch ihr Eigengewicht zunächst eine gewisse Senkung. Dann beginnt durch das Zusammenwirken von Epinastie und Geotropismus (bezw. Heliotropismus) eine Aufwärtskrümmung, die bei den actionsfähigen Blättern so lange fortschreitet, bis sie zurückgeschlagen und mit der morphologischen Oberseite wiederum zenithwärts gewandt sind. Häufig wird aber diese Aufwärtsbewegung nicht durchgeführt, weil schon frühzeitig (oder erst späterhin) im Blattstiel eine Torsion eintritt, und hierdurch die normale Orientirung des Blattes hergestellt wird. Durch eine solche Torsion werden somit schon die jugendlichen Blätter der hängenden Zweige von Fraxinus, Caragana, Salix, Betula u. s. w. in die gewöhnliche Gleichgewichtslage gebracht.

Wird aber der Stengel der genannten oder anderer Pflanzen in horizontaler Lage fixirt, so vollführen die an den Seitenflanken inserirten, also nunmehr horizontal gerichteten Blätter (ausser der Lastsenkung) zunächst ebenfalls eine epinastische Rückwärtskrümmung, werden dann aber allmählich durch die Torsion des Stieles und durch eine Vorwärtsbewegung so orientirt, dass sie senkrecht oder schiefwinklig gegen die Tragachse und mit ihrer Oberseite zenithwärts gewandt sind. Die auf der Oberseite des Stengels befindlichen Blätter kommen z. Th. schon durch das epinastische (und geotropische) Zurückkrümmen in eine günstige Lichtlage. Häufig erreichen oder bewahren sie aber diese Lage nicht, sondern werden durch seitliche Krümmungen, in Verbindung mit Torsionen, in eine ähnliche Situation wie die zuerst genannten Seitenblätter gebracht. Eine solche Orientirung gewinnen gewöhnlich auch die abwärts gewandten Blätter, die übrigens schon durch ihre Aufwärtskrümmung in eine normale Flächenstellung gelangen (vgl. Fig. 76).

1) Vgl. Bd. II, p. 370, und die dort citirte Lit.
2) Schwendener u. Krabbe, l. c. 1892.
3) Noll, l. c. 1885—87 u. 1892. Vgl. auch R. Meissner, Botan. Centralbl. 1894, Bd. 60, p. 1.

Durch derartige Orientirungsbewegungen werden z. B. die Blätter an den plagiotropen Sprossen von Vinca, Glechoma, Lysimachia nummularia, Buxus, Acer, Taxus in die Lichtlage und zugleich in die bekannte, mehr oder minder zweireihige Anordnung gebracht, während sie an den verticalen Sprossen allseitig abstehen[1]) (Fig. 76). Bei gewissen anderen Pflanzen werden aber die decussirt (Deutzia, Lonicera, Philadelphus u. s. w.) oder zerstreut (Spiraea salicifolia, Kerria japonica) stehenden Blätter an den geneigten und horizontal gerichteten Sprossen durch eine Drehung der Internodien in eine genau zweizeilige Anordnung übergeführt. Die einzelnen Blätter haben demgemäss nur eine gewisse Drehung um



Fig. 76. Evonymus radicans. *A* ein Verticalspross mit decussirter Blattstellung. *B* ein horizontal wachsender Spross.

die eigene Achse auszuführen, um aus der Profilstellung in die Flächenstellung überzugehen (Fig. 77). Bei diesen Vorgängen werden unnöthige Drehungen dadurch vermieden, dass unter normalen Entwickelungsbedingungen die Torsion in dem jüngeren, entwickelungsthätigen Internodium erst zu beginnen pflegt, nachdem sie in dem nächst älteren vollendet ist (Frank, l. c. p. 16). Diese Drehung wird schon allein durch die Schwerkraft, aber auch, an den vertical stehenden Sprossen, durch eine einseitige Beleuchtung veranlasst[2]). Da unter diesen Umständen die Blätter kein mechanisches Torsionsmoment auf den Stengel ausüben, so ist schon damit erwiesen, dass auch in diesem Falle die Ansicht

1) Näheres besonders bei Frank, l. c. 1870, p. 14, 37, 57, 64, sowie in den Bd. II, p. 686 citirten Schriften von de Vries, Noll, Schwendener u. Krabbe. Siehe auch die Abbildungen bei Kerner, Pflanzenleben 1887, Bd. 1, p. 387.

2) Schwendener u. Krabbe, l. c. p. 320.

von de Vries[1]) unrichtig ist, nach welcher die Drehung der Internodien durch die mechanische Wirkung des Blattgewichts verursacht wird.

Näheres über die thatsächlichen Orientirungsverhältnisse (vgl. besonders Goebel, Organographie 1901), sowie über das, was wir in einzelnen Fällen über die Orientirungsbewegungen der höheren und niederen Pflanzen und ihrer Organe wissen, ist in den Bd. II, § 110—119; 131, 132 citirten Schriften zu finden (vgl. auch die Bd. II, p. 186 citirte Lit.). Ueber Moose und deren Protonema



Fig. 77. Diervilla lonicera. Aufsicht auf einen horizontalen Spross. An dem Verlauf der Stengelkanten ist zu ersehen, dass die Torsion in den Internodien 1, 2 und 3 ausgeführt ist. Das Internodium 4 ist noch nicht tordirt.

siehe Coesfeld, Bot. Zeitung 1892, p. 192; Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 265; Correns, Festschrift f. Schwendener 1899, p. 385. Eine zusammenfassende Darstellung der Orientirungsbewegungen der Blüthen, die zumeist in den Blüthenstielen und Inflorescenzachsen ausgeführt werden, hat Noll (Arbeit. des bot. Instit. in Würzburg 1885—87, Bd. III, p. 189 u. 315) geliefert[2]). Ferner

---

1) Vgl. diesen Bd. II, p. 686, u. die dort citirte Lit. Bei Noll (l. c. p. 358) und bei Schwendener u. Krabbe (l. c. p. 320) sind weitere Argumente gegen die Auffassung von de Vries zu finden. Wenn nach der Entfernung des Blattpaares die Drehung des Internodiums unterbleibt, so muss dieses entweder durch eine Veränderung der Reizstimmung im Internodium oder durch den Ausfall eines von den Blättern ausgehenden, directiven Reizes veranlasst werden (siehe Bd. II, p. 614 Anmerk.). Wie es kommt, dass nach de Vries (l. c.) bei Philadelphus die Internodiumstorsion durch Entfernung des oberen, aber nicht durch Entfernung des unteren Blattes aufgehoben wird, ist näher zu untersuchen. — Nach de Vries (l. c. p. 272) unterbleibt die Torsion an den entblätterten Zweigen von Ulmus und Celtis, während nach Czapek (Jahrb. f. wiss. Botan. 1898, Bd. 32, p. 288) auch die entblätterten Zweige von Taxus und Picea excelsa tordiren. Sicherlich beruht auch die Orientirungstorsion der ersten Internodien der plagiotropen Zweige von Ulmus, Carpinus, Tilia etc. (vgl. Frank, l. c. p. 9, 31; Goebel, Organographie 1901, p. 58, 82) nicht auf einer rein mechanischen Wirkung der Belastung, eine Ansicht, für die neuerdings Baranetzky (vgl. II, p. 689 Anm.) eingetreten ist.

2) Ausserdem siehe besonders Wiesner, Biolog. Centralbl. 1901, Bd. 21, p. 801.

sind die Orientirungsbewegungen einiger dorsiventralen Blüthen in diesem Paragraphen kurz berücksichtigt. Ausserdem sind Angaben über die tropistische Empfindlichkeit einiger Blüthenstiele, sowie über den Stimmungswechsel in § 109, 110, 112, 121, 122, 79, 80 etc. zu finden.

Bei vielen photometrischen Blättern wird durch die **Steigerung der Lichtintensität** (bei directer Besonnung) eine gewisse Hebung, Senkung oder auch eine Drehung veranlasst, durch die in zweckentsprechender Weise erzielt wird, dass die Lichtstrahlen nun nicht mehr (wie bei günstiger Beleuchtung) senkrecht, sondern in einem mehr oder weniger spitzen Winkel gegen die Blattoberseite gerichtet sind[1]. Ein solches Verhalten ist z. B. sehr schön bei dem Fiederblatt von Robinia pseudacacia zu beobachten. Denn die Blättchen, welche bei mässiger Beleuchtung in einer Ebene ausgebreitet sind, führen bei Insolation eine positiv gerichtete heliotropische Bewegung aus, die bei intensiver Besonnung so weit geht, dass beinahe eine parallelophototrope Lage (also nahezu Profilstellung) erreicht wird, und zwar wird dieses Resultat auch dann erzielt, wenn die Sonnenstrahlen nicht gegen die Oberseite, sondern gegen die Unterseite des Blattes und der Blättchen gelenkt werden. In gleichem Sinne, jedoch nicht immer in so ansehnlichem Grade, scheinen alle mit Variationsgelenken versehenen Blätter (II, p. 488) zu reagiren.

Aber auch bei den auf Wachsthumskrümmungen angewiesenen photometrischen Blättern wirkt die Besonnung in der besagten Weise, wenn die Blätter auch zumeist nur eine mässige Neigung gegen die Lichtrichtung und nur in einzelnen Fällen eine Profilstellung annehmen, die bei Lactuca virosa, Silphium laciniatum und einigen anderen Pflanzen durch Drehung in der Blattbasis erzielt wird. Da diese Orientirung (durch welche also die Lamina des klinotropen Blattes vertical und parallel zur Lichtrichtung gestellt wird) besonders durch die intensive Mittagsonne bewirkt wird, so findet man bei diesen sog. Compasspflanzen an sonnigen Standorten die Blätter nach Nord und Süd gerichtet, während an schattigen Standorten sowohl diese Orientirung, als auch die Profilstellung nicht ausgebildet werden[2].

Ferner die in diesem Bd. II, p. 686 citirten Schriften von Schwendener u. Krabbe, Oltmanns, Czapek, sowie Vöchting, Jahrb. f. wiss. Bot. 1886, Bd. 17, p. 297; 1893, Bd. 25, p. 179; J. Schaffner, Bot. Centralbl. 1898, Bd. 76, p. 22 (Helianthus); R. Meissner, Bot. Centralbl. 1894, Bd. 60, p. 1.

1) Allgemeines über die Veränderung der Gleichgewichtslage mit der Lichtintensität siehe II, § 112, 124. Näheres über die Orientirung der Blätter findet sich in den II, p. 686 Anm. citirten Schriften von Wiesner und Oltmanns, sowie in Bezug auf die Variationsgelenke in den Bd. II, p. 488 Anm. angegebenen Arbeiten. — Analog wie Blätter verhalten sich auch der Thallus von Marchantia, die Farnprothallien (II, p. 679), sowie solche Sprosse und Sprosssysteme, die ähnlich wie ein Blatt reagiren. (Ueber die Sprosssysteme von Biota siehe Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 268.) — Ueber die analogen Orientirungsbewegungen des Chlorophyllkörpers von Mougeotia siehe II, § 146.

2) Stahl, Ueber sogenannte Compasspflanzen 1881 (Sep. a. d. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 15); Oltmanns, Flora 1892, p. 248; Ch. Bay, Botanic. Gazette 1894, Bd. 19, p. 251.

Wenn man auch in diesen und anderen Fällen aus der bestimmten Stellung der Organe gegen die Lichtrichtung schliessen darf, dass es sich in der Hauptsache um eine phototropische Orientirung (in unserem Sinne) handelt, so bleibt doch unentschieden, in wie weit durch die Steigerung der Lichtintensität auch thermonastische, photonastische und anderweitige Reactionen hervorgerufen werden. Dass solche Reactionen auch bei intensiver Beleuchtung die Gleichgewichtslage in erheblichem Grade modificiren können, ist schon früher gezeigt worden (II, § 97, 99). Bei dieser Gelegenheit (II, p. 488) ist bereits dargethan, dass und warum, wenigstens bei Robinia, die Profilstellung der Blättchen nicht durch die Wärmewirkung der Sonnenstrahlen verursacht wird.

Kapitel XIV.

Locomotorische Bewegungen und Plasmabewegungen.

Abschnitt I.

Verlauf und Mechanik der Bewegungen.

§ 133. Allgemeines.

Alle diejenigen Pflanzen und Pflanzentheile, die nicht an das Substrat fixirt sind, können natürlich durch Wasser und Wind weithin fortbewegt werden. Eine eigentliche active Ortsbewegung ist indess bei Blüthenpflanzen (abgesehen von den Samenfäden einiger Gymnospermen) nicht bekannt, und wird auch bei den Gefässcryptogamen und Farnen nur bei den Samenfäden gefunden. Unter den Pilzen, besonders aber unter den Algen giebt es indess zahlreiche Arten, die zu Vermehrungszwecken Schwärmzellen produciren, und bei vielen Volvocineen, Flagellaten, Bacterien, Diatomeen, Myxomyceten wird die Befähigung zur activen Ortsbewegung nur bei der Bildung von gewissen Dauerzuständen und Fortpflanzungsmitteln eingestellt[1]).

Bei den meisten activen Locomotionen handelt es sich um Organismen (Schwärmzellen), die mit Hilfe von Cilien (Wimpern, Flagellen, Geisseln) im Wasser herumschwimmen (Schwimmbewegungen). Jedoch giebt es auch Organismen, die ein festes Substrat als Stützpunkt für ihre kriechende oder gleitende

1) Dass gewissen Pflanzen freie active Ortsbewegung zukommt, ist allbekannt. Ferner ist schon früher hervorgehoben worden, dass auch in Bezug auf Sensibilität, Stoffwechsel etc. kein bestimmter Unterschied zwischen Pflanzen und niederen Thieren besteht. Vgl. z. B. Bd. I, p. 275; II, p. 354.

Ortsbewegung benützen. Je nachdem dann die Locomotion durch amöboide Bewegungen oder in irgend einer Weise ohne solche Formänderungen des Körpers erzielt wird, pflegt man amöboide Ortsbewegungen und (nicht amöboide) Gleit- oder Kriechbewegungen zu unterscheiden. Während solche Locomotionen von gewissen Pflanzen, und zwar theilweise unter Wasser, theilweise auf feuchtem Substrate (also an der Luft), ausgeführt werden, ist, so weit wir wissen, kein vegetabilischer Organismus zu einer realen, activen Flugbewegung in der Luft befähigt.

Die genannten Typen sind übrigens nicht scharf geschieden. So kann sich der Schwärmer eines Myxomyceten abwechselnd oder gleichzeitig durch amöboide und Cilien-Thätigkeit fortbewegen. Zudem giebt es Uebergänge zwischen den transitorisch auftretenden Pseudopodien und den typischen Cilien. Ferner sind z. B. Infusorien bekannt, die abwechselnd frei schwimmen oder an einem festen Substrate mit Hilfe von Cilien kriechen (laufen). Ueberhaupt wird an Stelle der angestrebten Schwimmbewegung eine Gleitbewegung treten, wenn der Organismus derartig (durch Schleim etc.) an das Substrat befestigt ist, dass durch die motorische Energie der Cilien wohl ein Fortgleiten an dem Substrate, aber kein Abreissen von diesem erzielt wird.

Auch zwischen den activen Bewegungen der festgewurzelten und der freibeweglichen Organismen giebt es Bindeglieder. Denn wenn z. B. eine Schwärmzelle mit der Basis einem Substrate anhaftet, vermag sie, analog wie eine festgewurzelte Pflanze, nur Neigungs- und Beugungsbewegungen auszuführen (II, § 76, 107, 142). Ferner lässt sich darüber streiten, ob man das Fortrücken, welches bei gewissen Desmidiaceen durch die Ausscheidung eines Gallertstieles vermittelt wird, als eine freie Locomotion oder als ein Fortschieben ansehen will, das bei der festsitzenden Pflanze durch eine intercalare Vegetationszone bewirkt wird (II, p. 11). Ausserdem ist bekannt, dass durch die autonomen Wachsthumskrümmungen die Fortschiebung des Fadens einer Spirogyra etc., sowie eine bestimmte Gruppirung der Fäden in einem Algenbüschel erzielt werden kann (II, § 79, 135).

Zu Schwimm- und Gleitbewegungen sind auch die Dermatoplasten befähigt, während die Umkleidung mit einer starren Zellhaut die amöboiden Ortsbewegungen unmöglich macht, sofern nicht extramembranöses Plasma vorhanden ist (vgl. Kap. XI, § 76, 135). Innerhalb des von der Zellhaut umgrenzten Raumes spielen sich aber im Protoplasma mannigfache Bewegungen ab, die durch lebhaftes Strömen, durch langsame Lagenänderung der Organe, durch amöboide Ausgestaltungen gegen den Zellsaft u. s. w. bemerklich werden. Irgend welche sichtbare Bewegungen fehlen wohl nie, wenn sie auch zuweilen so langsam sind, dass man erst nach längerer Zeit eine kleine Verschiebung erkennen kann. Aber auch wenn das nicht möglich sein sollte, so wissen wir doch, dass mit dem ununterbrochen thätigen Stoffwechsel, d. h. mit der Aufnahme und der Ausgabe, sowie mit dem Umsatz und der Zertrümmerung der Stoffe, eine nie rastende Bewegungsthätigkeit verknüpft ist. Alles das geht auch in der wachsenden Zelle vor sich, in der durch das Flächenwachsthum und die Ausgestaltung der Wandung zugleich der Raum für die Bewegung und die Umrissänderung des der Zellhaut angepressten Protoplasten geschaffen wird. Zudem werden uns in der Kern- und Zelltheilung besondere Bewegungsvorgänge im Protoplasma vorgeführt (II, § 12).

Naturgemäss muss mit einer lebhaften Wachsthums- oder anderweitigen Thätigkeit nicht eine ausgiebige Realisirung derjenigen Bewegungsthätigkeiten verknüpft sein, denen andere Aufgaben zufallen. So sei nur darauf hingewiesen, dass z. B. in dem sehr thätigen Urmeristem die Plasmaströmung zu fehlen pflegt, die sich vielfach in ausgewachsenen Zellen, auch in minder thätigen, findet und oft bis an das Lebensende anhält, in anderen Zellen aber sogar nicht durch die lebhafteste Stoffwechsel- und Athmungsthätigkeit erweckt wird.

Wir halten uns hier allein an die activen Locomotionen, die durch die physiologische Eigenthätigkeit des Objectes erzielt werden. Wir gehen also nicht auf diejenigen Vorgänge ein, in welchen die vom Organismus geschaffenen lebenden oder todten Organe etc. rein mechanisch durch Wasser, Wind, durch Quellungsbewegungen (II, § 106) etc. bewegt und fortbewegt werden. Zu diesen Vorgängen gehört unter anderm auch das Fortschleudern von Samen etc.; selbst dann, wenn es durch den Ausgleich von Spannungen bewirkt wird, die durch die vitale Thätigkeit hergestellt wurden. Eine passive Bewegung liegt auch dann vor, wenn durch adhärirende Gasblasen verursacht wird, dass die specifisch schwereren Algenfäden im Wasser aufsteigen. Entstehen diese Gasblasen durch die Kohlensäureassimilation (I, p. 291), so werden allerdings die physikalischen Aufsteigbedingungen durch die physiologische Thätigkeit geschaffen. Das ist ebenso der Fall, wenn das specifische Gewicht durch die Ausbildung von lufterfüllten Intercellularräumen vermindert und hierdurch z. B. das Aufsteigen von Sprossen bewirkt wird, die sich aus Ruheknospen entwickeln, welche im Herbst, in Folge ihres höheren specifischen Gewichtes, auf den Boden des Gewässers sanken[1]. Finden sich aber, wie es bei einigen niederen Organismen der Fall ist, in dem Protoplasten Gasvacuolen[2], so ist es wohl möglich, dass die Vergrösserung und Verkleinerung dieser Gasblasen benutzt wird, um selbstthätig eine Hebung und Senkung des im Wasser lebenden Organismus zu verursachen.

Für die mechanische Hebung und Senkung, sowie für die Fortbewegung in Luft oder Wasser, kommen allerdings nicht allein das specifische Gewicht, sondern ebenso verschiedene andere Factoren in Betracht, zu denen insbesondere auch die Gestaltung des Körpers (Durchmesser, Grösse der Oberfläche etc.) zählen. Es wird dieses nicht nur durch die mit Flughaaren etc. ausgerüsteten Samen demonstrirt, die schon durch eine leichte Luftbewegung in die Höhe gehoben und fortgetrieben werden, sondern auch durch die Staubtheilchen, die man in einem Lichtstrahle tanzen sieht, welche sich also nur langsam senken und durch leichte

1) Vgl. z. B. Goebel, Pflanzenbiol. Schilderungen 1893, Th. II, p. 356. — Ueber die äussere Arbeitsleistung bei Bildung der Intercellularräume siehe Pfeffer, Energetik 1892, p. 232.

2) Ueber Gasvacuolen siehe Th. W. Engelmann, Pflüger's Archiv f. Physiolog. 1869, Bd. 2, p. 307; H. Klebahn, Flora 1895, p. 241; S. Strodtmann, Biolog. Centralbl. 1895, Bd. 15, p. 113; L. Celakovsky, Ueber den Einfluss des Sauerstoffmangels auf die Bewegung einiger aeroben Organismen 1898, p. 21 (Separat. a. Bullet. internationale de l'Academie de Bohème); N. Wille, Biolog. Centralbl. 1902, Bd. 22, p. 207, 257. [H. Molisch, Bot. Ztg. 1903, p. 47; G. Hinze, Ber. d. bot. Gesellsch. 1903 p. 394.] — In wie weit durch Abnahme oder Zunahme der im Zellsafte oder im Protoplasma gelösten Stoffe eine gewisse Verminderung oder Vergrösserung des specifischen Gewichtes eines Organismus erzielt und dadurch die Schwebfähigkeit modificirt wird, muss ich dahingestellt lassen. Vgl. K. Brandt, Biolog. Centralbl. 1895, Bd. 15, p. 855; F. Schütt, Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 33, p. 680.

Luftbewegungen schwebend erhalten werden[1]. Indess ist es nicht unsere Aufgabe, auf diese Verhältnisse und auf die physikalischen Bedingungen einzugehen, die es mit sich bringen, dass schon durch eine schwache Wasserbewegung das Sinken von kleinen (specifisch schwereren), submersen Gebilden verhindert bezw. überwunden werden kann.

Diese und andere mechanische Vorgänge sind aber bekanntlich von hoher ökologischer Bedeutung[2]. Denn die Samen, die Pollenkörner, die Sporen, die Bacterien u. s. w. werden durch die mechanische Wirkung des Windes, des Wassers etc. oft weithin verbreitet und an Orte geführt, an welchen sie sich entwickeln und wirken können. Auf diese Weise wird auch die Beförderung der selbstbeweglichen Organismen auf grössere Distanzen vermittelt, da durch die Eigenbewegung, bei ihrer absolut geringen Schnelligkeit (II, § 134), nur verhältnissmässig geringe Wegstrecken zurückgelegt werden. In dem engeren Raume können dann allerdings die Eigenbewegungen von wesentlicher Bedeutung sein, um die Organismen an die Stellen zu führen, wo sie die besten Bedingungen für ihre Ernährung oder für ihr Wirken finden.

§ 134. Schwimmbewegungen mit Hilfe von Cilien.

Das freie Herumschwimmen wird bei den vegetabilischen Organismen, ebenso wie bei den Infusorien etc., zumeist durch die active Bewegungsthätigkeit von Cilien, d. h. von feinen, haarförmigen, plasmatischen Fortsätzen (Organen) erzielt. Bieten diese Cilien bei den animalischen Organismen im allgemeinen eine mannigfachere Ausgestaltung und Differencirung, so finden sich doch auch bei den Pflanzen z. B. Verschiedenheiten darin, dass einige oder zahlreiche Cilien vorhanden sind, dass diese einzeln oder büschelförmig an ein, zwei oder mehreren Stellen inserirt oder über den ganzen Körper vertheilt sind. Da es aber alle möglichen Abstufungen giebt, so ist natürlich keine scharfe Grenze gezogen, wenn man die localisirt und dann meist in mässiger Zahl auftretenden Cilien als Geisseln oder Flagellen, die ein grösseres Flächenstück bedeckenden und dann meist zahlreichen und kürzeren Cilien als Wimpern oder Flimmern bezeichnet[3].

Bei Chlamydomonas, sowie bei vielen sexuellen und asexuellen Schwärmzellen der Algen, sind z. B. zwei, bei den vegetativen Schwärmern von

---

1) Näheres bei Nägeli, Sitzungsber. d. Bayerisch. Akademie 1879, p. 389; W. Ostwald, Biolog. Centralbl. 1902, Bd. 22, p. 596. — Für die Vertheilung kleiner Organismen in Wasser, somit auch des Planktons, kommen, neben den rein physikalischen Factoren, natürlich auch die eigene Bewegungsthätigkeit, sowie die directiven und anderweitigen physiologischen Reactionen in Betracht. — Ueber die sogenannte Brown'sche Körnchen- oder Molekularbewegung vgl. F. M. Exner, Annal. d. Physik 1901, (4), II, 4, p. 843; O. Lehmann, Molekularphysik 1889, Bd. I, p. 264; Bd. II, p. 7. — Sofern Samen, Sporen etc. nicht benetzt werden, können sie natürlich, trotz ihres höheren specifischen Gewichtes, auf dem Wasser schwimmen. Vgl. Nägeli, Beiträge z. wiss. Bot. 1860, Heft 2, p. 105; Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 377.

2) Vgl. hierüber z. B. F. Ludwig, Biologie d. Pflanzen 1895.

3) Vgl. z. B. O. Hertwig, Die Zelle u. die Gewebe 1893, p. 64. — Ueber Pseudopodien vgl. II, § 136.

Oedogonium aber zahlreiche Geisseln um den hyalinen Keimfleck (Mundfleck) gruppirt[1]. Während sich bei diesen radiären Objecten der Keimfleck und die Cilien an dem einen Ende des eiförmigen Organismus finden, sind sie unter anderm bei den dorsiventralen Peridineen und Schwärmzellen der Phaeophyceen seitlich inserirt. Allseitig mit Wimpern bedeckt sind die vegetativen Schwärmzellen von Vaucheria[2], sowie Pandorina, Volvox etc., die freilich durch die Vereinigung von zahlreichen, zweiwimperigen Schwärmzellen zu einem Individuum (Coenobium) gebildet werden. Dasselbe gilt auch für Gonium (Volvocinee), bei dem durch die parallele und gleichsinnige Orientirung der einzelnen Zellen ein Organismus von tafelförmiger Gestalt formirt ist.

Verschiedenartige Gruppirungen der Cilien zeigen ferner die Bacterienarten, die entweder an einem oder an beiden Polen eine Geissel oder ein Geisselbüschel tragen oder allseitig (diffus) bewimpert sind. Wie die zumeist bipolar bewimperten Spirillen, so sind unter anderm auch die Samenfäden der Farne Schwärmzellen von schraubenförmiger Gestalt, bei denen aber nur das Vorderende (diffus) mit Cilien besetzt ist. Dagegen ist z. B. das Vorderende des stabförmigen Samenfadens der Muscineen nur mit zwei Cilien ausgerüstet.

Einige der genannten Schwärmer besitzen Cilien von ungleicher Grösse und bei verschiedenen Flagellaten, Peridineen u. s. w. wird zudem eine functionelle Differenz dadurch angezeigt, dass die eine Geissel während des Schwimmens vorwärts, die andere (die sog. Schleppgeissel) rückwärts gerichtet ist. In ausgedehnterer Weise wird aber eine formale und functionelle Differenz bei animalischen Organismen gefunden, bei denen in gewissen Fällen, neben den locomotorisch thätigen Geisseln, auch Cilien vorkommen, die als Tastorgane functioniren. Ferner hat bei den höheren Thieren das Flimmerepithel nicht mehr die Locomotion des ganzen Organismus, sondern andere motorische Functionen zu vollbringen.

Bis dahin haben sich bei allen freischwimmenden Organismen Cilien nachweisen lassen. Diese werden aber als die motorischen Organe dadurch gekennzeichnet, dass sie sehr lebhaft und energisch hin- und herschwingen, und dass die Schwimmbewegung des Schwärmers aufhört, wenn die Cilien nicht arbeiten oder in irgend einer Weise entfernt sind[3]. Allerdings kann bei

---

1) Näheres ist in den verschiedenen Lehrbüchern und Specialarbeiten zu finden. Genannt mögen hier u. a. sein: Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 28; Falkenberg in Schenk's Handbuch d. Botanik 1882, Bd. 2, p. 194 (Algen); Zopf, Die Pilze 1890, p. 61 ff.; A. Fischer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 84 (Bacterien). W. Migula, System d. Bacterien 1897, Bd. I, p. 97; D. Ellis, Centralbl. f. Bacteriolog. 2. Abth. 1902, Bd. 9, p. 546; Ueber animalische Organismen und gewisse niedere Algen vgl. O. Bütschli, Die Protozoen, 1880—1889; Ueber Flagellaten, Peridineen siehe auch A. Fischer, Jahrb. für wiss. Bot. 1894, Bd. 26, p. 230; Fr. Schütt, Die Peridineen d. Planktonexpedition 1895, p. 111.

2) Vgl. über diese E. Strasburger, Histologische Beiträge 1900, Heft 6, p. 187.

3) Ein Abreissen der Cilien gelingt öfters durch kräftiges Schütteln (Strasburger, Wirkung des Lichtes u. der Wärme auf Schwärmsporen 1878, p. 6). Ferner führt nur der bewimperte Theil Schwärmbewegungen aus, wenn eine Schwärmzelle, wie es zuweilen vorkommt, bei dem Austreten aus dem Zoosporangium in zwei Stücke zerreisst. (Vgl. Hofmeister, l. c. p. 29, u. die hier citirte Lit.)

den kleineren Bacterien die Action der Cilien nicht direct verfolgt werden. Indess ist anzunehmen, dass auch das Schwimmen dieser winzigen Organismen durch die Bewegungsthätigkeit der Cilien bewirkt wird[1]. Ueberhaupt hat man in keinem bekannten Falle Grund zu der Annahme, dass das freie, active Herumschwimmen eines vegetabilischen Organismus auf andere Weise zu Stande kommt. Auch bei den Schwärmzellen der Myxomyceten wird das Schwimmen durch die Action der in Einzahl vorhandenen Cilie[2], also nicht durch die gleichzeitige amöboide Bewegungsthätigkeit erzielt. Eine solche fehlt übrigens zumeist auch bei denjenigen Schwärmern, die nicht mit einer starren Zellhaut umkleidet sind.

Bei dem Schwimmen, das in der Regel mit einer Drehung um die eigene Achse verknüpft ist, geht bei den einseitig bewimperten Organismen in den meisten Fällen das bewimperte Ende voraus[3]. Während also unter diesen Umständen die Cilien derart thätig sind, dass sie den Körper des Schwärmers nachziehen, müssen dieselben fortstossend wirken, wenn sie sich während der Bewegung am hinteren Ende befinden. Dieses ist unter anderm bei Chytridium vorax[4] sowie bei Polyphagus euglenae[5] der Fall und dürfte noch öfters vorkommen, da ein solcher Bewegungsvorgang z. B. bei animalischen Samenfäden verbreitet ist[6].

Allgemein, also auch bei den allseitig bewimperten Organismen, pflegt eine bestimmte Beziehung zwischen der Richtung der Hauptachse und der Bewegung zu bestehen. So geht z. B. bei Volvox[7] der vegetative Pol voraus, und bei den ellipsoidischen Schwärmsporen von Vaucheria sowie bei den (äquipolaren) ellipsoidischen Exemplaren von Pandorina[8] fallen die Längs-

---

1) Als motorische Organe wurden die Cilien bereits von Unger (Die Pflanze im Momente der Thierwerdung 1843, p. 93) angesprochen. Die einstige Auffassung Nägeli's (Gattungen einzelliger Algen 1849, p. 22), die Wimpern seien nur passiv bewegt, wurde von C. Th. v. Siebold (Zeitschr. f. wiss. Zoologie 1849, I, p. 287) widerlegt. Auch die Annahme einiger Forscher, das Schwimmen der Bacterien komme ohne Cilien zu Stande, ist der Hauptsache nach schon durch den Nachweis der Cilien bei diesen Organismen hinfällig geworden (vgl. A. Fischer, sowie Migula, l. c.). Ob sich die Schwärmzellen von Erythotrichia, wie es Berthold (Protoplasmamechanik 1886, p. 125) annimmt, ohne Cilien bewegen, muss ich dahingestellt lassen. Unmöglich ist es ja nicht, dass auch durch Hervorstossen von Wasser oder auf andere Weise ein actives Herumschwimmen erzielt wird. — Ueber das Kriechen der Schwärmer von Chromophyton Rosanoffii an der Wasserfläche vgl. Woronin, Bot. Ztg. 1880, p. 630. — Ueber Desmidieen, Diatomeen, Oscillarien etc. vgl. II, § 135.

2) Näheres bei H. Plenge, Verhandl. d. naturh. medic. Vereins in Heidelberg 1899, N. F. Bd. 6, p. 216. — Einige weitere Beispiele für eine gewisse amöboide Bewegung sind z. B. bei Kolkwitz (Bot. Centralbl. 1897, Bd. 70, p. 186), sowie in der auf Schwärmzellen und Samenfäden bezüglichen Literatur zu finden. — Ausserdem ist bekanntlich Euglena zu metabolischer Gestaltung befähigt. — Ueber mechanische Gestaltänderungen von Samenfäden vgl. Pfeffer, Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1884, Bd. I, p. 394.

3) Nägeli, Beiträge z. wiss. Bot. 1880, Heft 2, p. 96, sowie die auf der vorigen Seite citirte Literatur.

4) Strasburger, Die Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen 1878, p. 13.

5) L. Nowakowski, Cohn's Beiträge z. Biologie 1877, Bd. 2, p. 208.

6) O. Hertwig, Zelle u. Gewebe 1893, p. 65.

7) Overton, Botan. Centralbl. 1889, Bd. 39, p. 68.

8) Pfeffer, Unters. a. d. Botan. Institut z. Tübingen 1884, Bd. I, p. 443. — Eben-

achse des Körpers und die Bewegungsrichtung zusammen. In diesen Fällen müssen also die dauernd thätigen Cilien in harmonischer Weise zusammenwirken, da keine Fortbewegung zu Stande käme, wenn der Schwärmer durch die motorische Thätigkeit der Cilien mit derselben Energie nach allen Seiten gezogen würde.

Gleiches gilt für die allseitig und ebenso für die bipolar bewimperten Bacterien, unter denen sich z. B. Spirillum undula abwechselnd vorwärts und rückwärts, also so bewegt, dass einige Zeit der eine und, nach einer Ruhepause, der andere Pol vorausgeht[1]). Ob dieses dadurch erzielt wird, dass sich die beiden polaren Cilienbüschel unterstützen, dass also ein jedes Cilienbüschel abwechselnd einen vorwärts und einen rückwärts gerichteten Impuls ertheilt, oder ob alternirend die eine oder die andere Ciliengruppe motorisch thätig ist, muss empirisch entschieden werden. Uebrigens fällt in diesen und anderen Fällen die Hauptachse des Körpers entweder mit der geraden oder der gekrümmten Bewegungsbahn zusammen, oder es bewegt sich der Organismus in einer Schraubenlinie um eine ideelle Achse. Dabei ist dann die Achse des (sich dauernd um seine Längsachse drehenden) Organismus entweder parallel oder schief zur ideellen Achse der Bewegungsbahn gestellt[2]).

In jedem Falle handelt es sich bei der Thätigkeit der Cilien um autogene Bewegungen, die, ebenso wie andere autonome Bewegungen (bei Constanz der Aussenbedingungen), entweder continuirlich in demselben Rhythmus fortschreiten, oder die selbstregulatorisch zeitweise (periodisch) sistirt oder umgekehrt werden[3]). Ebenso wie bei anderen Bewegungen kann durch die äusseren Verhältnisse eine Modification der Wimperthätigkeit und unter Umständen eine Umkehrung der Bewegungsrichtung veranlasst werden. Ein solcher Erfolg mag gelegentlich durch eine (autogene oder aitiogene) Veränderung der Orientierung der Cilien gegenüber der Körperachse verursacht werden. Vielleicht beruht es hierauf, dass sich Paramaecium nach Loeb[4]) in umgekehrter Richtung bewegt, wenn es in eine 0,4—0,7 proc. Chlornatriumlösung übertragen wird. Ferner hat bei gewissen Organismen das Anstossen an einen festen Körper zur Folge, dass der Schwärmer (unter Umkehrung der Rotation um die eigene Achse) ein wenig zurückweicht, um dann wieder die normale Rotation und Bewegungs-

---

so ist es bei Gonium, bei welchem die Längsachse des Körpers die kürzere Achse der Colonie ist. — Ueber Stephanosphaera siehe Cohn, Zeitschrift. f. wiss. Zoologie 1853, Bd. 4, p. 84.

1) Pfeffer, Unters. a. d. Botan. Institut zu Tübingen 1888, Bd. 2, p. 591; Migula, System d. Bacterien 1897, Bd. 1, p. 108. — Eine intermittirende Bewegung ist übrigens für verschiedenartige Schwärmorganismen bekannt. Siehe z. B. Bütschli, Die Protozoen 1880—1889, p. 850.

2) Näheres bei Nägeli, l. c. Vgl. auch Bütschli, l. c. p. 850. — Ueber die Bedeutung der Körperdrehung bei asymmetrischen Organismen vgl. H. S. Jennings, The American Naturalist 1901, Bd. 35, p. 369.

3) Bd. II, § 79 u. 82. Vgl. ferner in Bezug auf amöboide Bewegungen und Protoplasmaströmungen II, § 136, 138.

4) J. Loeb, Pflüger's Archiv f. Physiologie 1897, Bd. 66, p. 533. Nach A. Pütter (Archiv f. Anatom. u. Physiolog., Physiolog. Abthl., Supplementband 1900, p. 297) dauert dieses Rückwärtsschwimmen nur so lange, bis sich Paramaecium an die Salzlösung accommodirt hat.

richtung anzunehmen, die ihn von neuem gegen die Glasplatte etc. führt[1]). In anderen Fällen setzt aber die Schwärmzelle die Drehung um die eigene Achse fort, wenn ihr durch eine Glasplatte etc. die Ausführung der angestrebten Vorwärtsbewegung unmöglich gemacht ist. Unter diesen Umständen verharrt nach Nägeli (l. c.) der Schwärmer auf demselben Punkte, wenn er sonst geradlinig fortschreitet, während er auf der Glasplatte Kreise etc. beschreibt, sofern er sich normalerweise um eine excentrische Achse (in einer schraubenförmigen Bahn) fortbewegt.

Während in den soeben behandelten Beispielen die fortschreitende, aber nicht die drehende Bewegung sistirt wird, kommt in anderen Fällen eine Aufhebung der Drehbewegung, ohne Sistirung der Locomotion, zu Stande. Das geschieht z. B., wenn der Organismus an einem festen Substrate fortgleitet oder fortkriecht[2]). Bei dem freischwimmenden Bodo saltans[3]) hat aber offenbar die nachenförmige Körperform (die Lage des Schwerpunktes) zur Folge, dass durch das Drehungsmoment, welches aus der Cilienthätigkeit resultirt, ein Hin- und Herschaukeln des Organismus, aber keine Rotation um die Körperachse bewirkt wird.

Da durch die Cilienthätigkeit gleichzeitig die Locomotion und die Drehbewegung verursacht werden, so ist es begreiflich, dass die letztere im allgemeinen keine Umkehrung erfährt, so lange der Schwärmer in derselben Richtung fortschreitet. Indess ist sehr wohl eine Modification der Wimperthätigkeit denkbar, durch die eine Umkehrung der Drehung ohne eine Veränderung der Bewegungsrichtung bewirkt wird. Allerdings sind die diesbezüglichen, zumeist auf beiläufigen Beobachtungen beruhenden Angaben mit Vorsicht aufzunehmen[4]). Jedoch scheint bei Gonium pectorale[5]) eine derartige Umkehrung der Drehrichtung sichergestellt zu sein.

Die Schnelligkeit und die Dauer der Bewegung sind natürlich im hohen Grade von den Aussenbedingungen abhängig (II, § 141). Während aber die Samenfäden, sowie diejenigen Schwärmzellen, die zur ungeschlechtlichen Vermehrung von Algen, Pilzen u. s. w. dienen, nach einer gewissen, unter Umständen nach kurzer Zeit zur Ruhe kommen (vgl. II, § 141), lässt sich bei den Bacterien, bei den Schwärmzellen der Myxomyceten, voraussichtlich auch bei Flagellaten, Volvocineen u. s. w. durch die Culturbedingungen erreichen,

---

1) Vgl. Nägeli, l. c.; Bütschli, l. c. p. 854; H. S. Jennings, Centralbl. für Physiol. 1900, Bd. 14, p. 106. — Ueber anderweitige Reizwirkungen beim Anstossen etc. vgl. II, § 153. Uebrigens wird beim Zurückprallen gewöhnlich die Lage des Organismus verändert, so dass er beim Vorwärtsgehen nach einer etwas anderen Richtung steuert und so das Auftreffen auf die Widerlage vermeidet.

2) Siehe Nägeli, l. c. p. 101; Bütschli, l. c. p. 853; Schütt, Die Peridineen d. Planktonexpedition 1895, p. 117; Jennings, American Naturalist 1901, Bd. 35, p. 372 u. s. w.

3) Pfeffer, Unters. a. d. bot. Instit. zu Tübingen 1888, Bd. 2, p. 594.

4) Vgl. auch Bütschli, l. c. p. 853.

5) W. Migula, Bot. Centralbl. 1890, Bd. 44, p. 104; Pfeffer, Unters. a. d. botan. Instit. zu Tübingen 1884, Bd. 1, p. 443. — Vgl. auch Nägeli, l. c. p. 97.

dass ein Ruhestadium nicht gebildet wird, dass sich also die Organismen während der Schwärmthätigkeit dauernd vermehren[1]).

Auch unter den günstigsten Bedingungen erreichen die beweglichsten vegetabilischen Schwärmer nicht die Bewegungsschnelligkeit flinker Infusorien, rücken also absolut nur langsam fort. Denn die grösste Schnelligkeit scheint 1 mm in 1 Sec. nicht zu überschreiten und oft 0,05 mm nicht zu erreichen[2]). Ein Schwärmer, der sich mit 0,2 mm in 1 Sec. bewegt, erscheint aber unter dem Mikroskop bei 300facher Vergrösserung schon recht flink, da er in 1 Sec. eine Wegstrecke von 60 mm zu durcheilen scheint, obgleich er factisch in 1 Stunde nur einen Weg von 720 mm zurücklegt. Relativ, d. h. im Verhältniss zu ihrer Körpergrösse, besitzen aber diese Organismen eine ansehnliche Bewegungsthätigkeit. Denn die flinken Schwärmer legen in 1 Sec. leicht das 2—3fache ihres Durchmessers zurück, während in 1 Sec. der Mensch (im Schritt) etwa die Hälfte seiner Länge, die Erde aber nur ca. $^1/_{420}$ ihres Durchmessers durcheilt[3]).

Da aber das Wasser, bei der geringen Grösse der Schwärmer, einen verhältnissmässig hohen Widerstand bietet (II, p. 698), so muss zur Fortbewegung dieser Organismen eine relativ hohe Energie entwickelt werden[4]). Thatsächlich vermögen die Schwärmzellen einen adhärirenden Körper mitzuschleppen, der ihre eigene Grösse übertrifft. Aus der Erfahrung aber, dass Chlamydomonas und Euglena erst dann der mechanischen Wirkung der Centrifugalkraft folgen, wenn diese 8 g überschreitet, bis dahin aber sich entgegen der Centrifugalwirkung negativ geotropisch bewegen, ist zu entnehmen, dass diese Organismen in Wasser etwa das achtfache ihres Körpergewichts zu heben vermögen[5]). Zu diesem Zwecke müssen also die beiden Cilien von Chlamydomonas, bezw. die eine Cilie von Euglena, eine Bewegungsenergie entwickeln, die der Leistung der einzelnen Wimper des Flimmerepithels[6]) nicht nachstehen dürfte. Diese Leistung ist verhältnissmässig ansehnlich im Vergleich zu einem Pferde, das etwa das einfache seines Körpergewichts zu heben vermag, während allerdings Insecten das 67fache ihres Körpergewichts zu bewältigen vermögen[7]). Uebrigens ist es begreiflich, dass die Thätigkeit der Cilien und damit die Locomotion des

---

1) Vgl. Bd. II, § 57; 133. — Ueber die Schwärmer der Myxomyceten vgl. Klebs, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 196.

2) Nach Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 30, legen die Schwärmer von Aethalium septicum in 1 Sec. 0,7—0,9 mm, die von Gonium pectorale 0,046 mm zurück. Weitere Angaben bei Nägeli, Bütschli u. s. w.; siehe auch II, § 143. — Die Gleitbewegungen (II, § 135), die amöboiden Bewegungen (II, § 136), die Plasmaströmung (II, § 138) erreichen die Schnelligkeit flinker Schwärmer nicht. Ebenso ist die schnellste Zuwachsbewegung relativ langsam II, § 5. [K. B. Lehmann, Centralbl. f. Bacteriol. 1903, II. Abth., Bd. 10, p. 545; Bacterien.]

3) Nägeli, l. c. p. 30. — Kleine Insecten entwickeln übrigens eine relativ viel ansehnlichere Schnelligkeit.

4) Vgl. Pfeffer, Studien zur Energetik 1892, p. 255.

5) Fr. Schwarz, Bericht. d. botan. Gesellsch. 1884, p. 60. Nach P. Jensen (Centralbl. f. Physiol. 1893, Bd. 7, p. 568) hebt Paramaecium ca. das 9fache seines Gewichtes. Bei der Kleinheit dieser Organismen sind aber zur Hebung von 1 mgr 600 Paramaecien nöthig.

6) Vgl. hierüber Engelmann in Hermann's Handbuch der Physiologie Bd. I, p. 392.

7) Siehe Jensen, l. c.

Schwärmers schon in zähflüssigen Medien sehr verlangsamt und in mässig consistenter Gelatine unmöglich gemacht wird[1]).

In jedem Falle sind die Cilien lebendige Organe, die durch entsprechendes Hervortreten aus der Leibessubstanz des Protoplasten formirt werden und nöthigenfalls ihren Weg durch die umhüllende Zellhaut finden[2]). Die Cilien entstehen also in analoger Weise wie die Pseudopodien, mit denen sie durch Bindeglieder verknüpft sind. Denn wie diese werden auch die Cilien bei gewissen Organismen wieder eingezogen[3]), und es ist also wohl als ein Zeichen einer höheren Differencirung und Individualisirung anzusehen, dass die typischen Cilien vielfach abgestossen werden, obgleich sie durch die Deformationserscheinungen zeigen, dass ihre ganze Masse aus lebendiger, plasmatischer Substanz besteht.

Wir haben indess nicht auf die Bauverhältnisse der aus Hyaloplasma formirten Cilien und ebenso nicht auf die Frage einzugehen, ob und in welchem Sinne die Entstehung der Cilien (ebenso die der Pseudopodien) von dem Zellkern, von Centrosomen oder von bestimmten Blepharoplasten abhängig ist[4]). Nach der Formirung sind aber die Cilien Organe, die ebenso wie andere plasmatische Gebilde selbstthätig und mit einer gewissen Autonomie arbeiten (I, p. 40). So ist es zu verstehen, dass die Wimperbewegung an kernfreien Stücken zunächst nicht stille steht und eine kurze Zeit sogar an isolirten Cilien fortgesetzt werden kann[5]).

Indess muss die Thätigkeit der Wimpern, im analogen Sinne wie die Thätigkeit anderer Organe und Partialfunctionen, dem Ganzen subordinirt sein (I, § 9; II, Kap. VII), damit das schon (II, p. 702) betonte, harmonische Zusammenwirken zu Stande kommt. Allerdings ist bei Pflanzen noch nicht näher verfolgt, in wie weit die Wimpern in concreten Fällen isochron oder in einem gewissen Phasenunterschied schwingen, und ob es z. B. durch die Richtungsänderung oder durch den Bewegungsmodus der Wimpern oder in anderer Weise erreicht wird, dass sich die Cilien von Volvox, Bacterien etc. in der (II, p. 702) angedeuteten Weise unterstützen. Zu diesem Zwecke müssen aber, wie leicht einzusehen ist, die Wimpern nicht gerade isochron arbeiten[6]). Thatsächlich be-

---

1) Pfeffer, Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1884, Bd. I, p. 391.

2) Ueber die Entstehung der Cilien vgl. Zimmermann, Beihefte z. botan. Centralbl. 1894, Bd. 4, p. 169; A. Fischer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1894, Bd. 26, p. 207; 1895, Bd. 27, p. 34, 126; Strasburger, Histologische Beiträge 1900, Heft 6, p. 188; Jahrb. f. wiss. Bot. 1901, Bd. 36, p 520; A. Plenge, Verhandl. d. naturhist.-medic. Vereins in Heidelberg 1899, N. F. Bd. 6, p. 218; R. Hertwig, Archiv f. Protistenkunde 1902, Bd. 1, p. 22, u. die an diesen Stellen citirte Lit. [H. N. Maier, Archiv f. Protistenkunde 1903, Bd. 2, p. 73.]

3) Beispiele bei Strasburger 1901, l. c. p. 521. Nach Rothert (Bericht. d. bot. Gesellsch. 1894, p. 277) werden bei den Schwärmsporen von Saprolegnia die Cilien des ersten, aber nicht die des zweiten Schwärmstadiums eingezogen. Ueber Pseudopodien vgl. Plenge, l. c.; O. Hertwig, Zelle u. Gewebe 1893, p. 26 etc.; Verworn, Allgem. Physiologie 1901, III. Aufl. p. 248, sowie Bd. II, § 136 u. s. w. — Ueber typische Pseudopodien von Amoeba radiosa, die wie Cilien schwingen, vgl. Bütschli, l. c. p. 856.

4) Näheres in der in Anmerkung 2 citirten Lit.

5) Thatsachen und Literaturangaben bei A. Fischer 1895, l. c. p. 73; Plenge, l. c. p. 261, vgl. auch dieses Buch, Bd. I, p. 44. — Ueber Infusorien vgl. ferner Verworn, Psycho-physiolog. Protistenstudien 1889, p. 169; A. Fischer, l. c.; H. S. Jennings u. Cl. Jamieson, Biological Bulletin 1902, Bd. 3, p. 225.

6) Ueber Volvox vgl. L. Klein, Jahrb. f. wiss. Bot. 1889, Bd. 20, p. 162; W. Migula, Bot. Centralbl. 1890, Bd. 44, p. 104. — Nach Migula arbeiten die Cilien der

steht keine Isochronie bei den Cilien des Flimmerepithels und der dicht bewimperten Infusorien, deren Bewegungen an ein wogendes Kornfeld erinnern, weil die Wimpern zwar in demselben Rhythmus und in derselben Richtung schwingen, aber eine jede folgende Wimper etwas später in die Bewegungsphase der vorausgehenden Wimper tritt. Bei den dicht bewimperten Infusorien ist aber festgestellt, dass dieser wellenförmige Rhythmus auch nach der Entfernung des Kernes eingehalten, und dass die wechselseitige Regulation durch das Ectoplasma vermittelt wird[1]). Es folgt dieses daraus, dass sich die Regulation nicht über eine Einschnittstelle fortpflanzt, während sich an einem abgetrennten Ectoplasmastücke der besagte harmonische Rhythmus erhält.

Mechanik der Cilien. Um zu präcisiren, wie durch die Motion der Cilien die fortbewegende Componente gewonnen wird, ist eine genauere Kenntniss des Bewegungsverlaufes nothwendig, als sie uns, abgesehen von der typischen Flimmerbewegung, zur Verfügung steht. Bei dieser wird dadurch, dass sich die in einer Ebene schwingenden Wimpern schnell rückwärts schlagen und dann langsamer in die Ausgangslage zurückkehren (also in analoger Weise wie durch die entsprechende Bewegung eines Ruders), die Vorwärtsbewegung des Organismus erzielt[2]). Es ist leicht einzusehen, dass mit einer solchen Mechanik eine Drehung des Schwärmers um die eigene Achse nicht verknüpft sein muss, dass aber eine solche Drehung sowohl durch die Körperform des fortbewegten Objectes, als auch durch die Richtung und den Modus der Cilienbewegung verursacht werden kann.

Bis dahin ist nicht sichergestellt, ob die typische Flimmerbewegung bei vegetabilischen Schwärmern vorkommt. Bei diesen, sowie auch bei der Mehrzahl der animalischen Schwärmzellen scheint sich vielmehr zumeist eine jede Geissel in den auf einander folgenden Zonen successive in der Weise zu krümmen, dass sie in ähnlicher Weise eine schraubenförmige Wellenbewegung ausführt, wie ein Tau, durch das man vermittelst geeigneter Schwingungen oder Stösse Spiralwellen schickt[3]). Eine solche Bewegung macht natürlich in der Gesichtsfeldebene des Mikroskopes den Eindruck eines wellenförmigen Hin- und Her-

---

einzelnen Zellen eines Gonium nicht so gleichmässig und harmonisch wie bei Volvox. Obgleich bei Volvox, aber nicht bei Gonium, Plasmaverbindungen zwischen den einzelnen Zellen nachgewiesen sind, folgt daraus noch nicht, dass dieselben bei Gonium fehlen. Aus einer Disharmonie der Wimperbewegungen kann man aber nicht ohne weiteres auf die Nichtexistenz von Plasmaverbindungen schliessen. Ueber die Plasmaverbindungen bei Volvox etc. vgl. Kohl, Beihefte z. botan. Centralbl. 1902, Bd. 12, p. 345, sowie Klein l. c.; Migula l. c.; Goebel, Organographie 1901, p. 22.

1) Verworn, Psycho-physiol. Protistenstudien 1889, p. 183. — Ueber die Flimmerbewegungen vgl. auch Engelmann in Hermann's Handbuch d. Physiologie 1879, Bd. 1, p. 385. — Ueber das Fortbestehen von tropistischer und anderer Reizbarkeit an den kernlosen Theilstücken vgl. II, § 154.

2) Vgl. Engelmann, sowie Verworn, l. c.; Bergel, Centralbl. f. Physiolog. 1900, Bd. 14, p. 34. Für animalische Samenfäden siehe auch V. Hensen, in Hermann's Handbuch d. Physiologie 1881, Bd. VI, Abth. 2, p. 90.

3) Näheres bei Bütschli, Die Protozoen 1880—89, p. 850; Schütt, Die Peridineen d. Planktonexpedition 1895, p. 119; R. Kolkwitz, Botan. Centralblatt 1897, Bd. 70, p. 185 u. die an diesen Stellen citirte Literatur. Vgl. auch Pfeffer, Studien zur Energetik 1892, p. 255. — Voraussichtlich werden bei dem Studium der Cilienbewegung photographische Momentaufnahmen, wie sie bereits von Marey (Compt. rend. 1892, Bd. 114, p. 989) bei starker Vergrösserung ausgeführt wurden, sehr werthvolle Dienste leisten.

schlängelns, das entweder nur in dem apicalen Theile oder auch in der ganzen Geissel ausgeführt wird. Jedoch lässt sich in vielen Fällen (insbesondere nach Verlangsamung der Bewegung durch Uebertragung in niedere Temperatur oder in ein zähflüssiges Medium) der spiralwellige Verlauf der Cilienbewegung deutlich erkennen. Zuweilen wird sogar von einer Cilie eine ansehnliche transitorische (oder bleibende), schraubenförmige Contraction vollbracht. Ausserdem giebt es Cilien, die augenscheinlich, sei es mit oder ohne spiralwellige Bewegung, Kegelschwingungen ausführen (d. h. kreisförmige oder elliptische Kegelflächen beschreiben). Bei den Peridineen scheint die eine Geissel wesentlich Kegelschwingungen, die andere spiralwellige Bewegungen zu machen (Schütt, l. c.). Beachtet man ferner, dass der Bewegungsmodus der Cilien zuweilen in sehr auffälliger Weise durch die Aussenbedingungen modificirt wird, so hat man umsomehr Grund zu der Annahme, dass der Bewegungsmodus nicht immer derselbe zu sein braucht.

Es bedarf keiner besonderen Erörterungen, dass durch die spiralwellige Bewegung der Cilie oder der Cilien, in analoger Weise wie durch die Umdrehung der Schiffsschraube, eine Vorwärtsbewegung und zugleich eine Componente gewonnen werden kann, die den Schwärmer um seine eigene Achse zu drehen sucht. Ebenso wie bei der Schiffsschraube wird aber auch durch den Wechsel der Umdrehungsrichtung der Geisseln bewirkt werden können, dass der motorische Apparat den zu bewegenden Körper nachzieht oder vor sich hertreibt. Ausserdem würde durch eine geeignete rhythmische Wiederholung von Contractionen oder von Kegelschwingungen eine Schwimmbewegung des Schwärmers erzielbar sein. Eine derartige Bewegung wird natürlich nicht durch eine einzelne Contraction oder Wellenbewegung verursacht, die aber z. B. dann, wenn die Cilie einen festen Stützpunkt findet, ausreicht, um ein Fortstossen des Schwärmers zu bewirken. Unter diesen Bedingungen kann auch ein wiederholtes Schnellen, sowie ein stoss- oder sprungweises Fortbewegen des schwärmenden Organismus zu Stande kommen.

Wir haben bis dahin sachgemäss die Bewegung der Cilien als gegeben hingenommen und werden erst fernerhin (II, § 137, 140), im Zusammenhang mit anderen plasmatischen Contractionen und Expansionen, besprechen, wie man sich das Zustandekommen der Cilienbewegung zu denken hat.

§ 135. Gleitbewegungen.

Zu Gleitbewegungen, die ohne Formänderung des Körpers und ohne Action von Cilien ausgeführt werden (II, § 133), sind die meisten Diatomeen und Oscillarieen, aber auch gewisse Desmidiaceen befähigt. Die Diatomeen und Oscillarieen, die wir zunächst in das Auge fassen, gleiten im Wasser (oder auf nassem Boden) langsam auf einer Glasplatte oder auf irgend einem festen Substrate, das ihnen als Haft- und Stützpunkt dient. Hierbei pflegen sie nach einiger Zeit eine rückläufige Bewegung zu beginnen, bei der das entgegengesetzte Ende des bipolaren Organismus vorausgeht. Da aber die Bewegungsbahn häufig krummlinig ausfällt, so wird sich das sich hin- und herbewegende Individuum gewöhnlich nicht genau an demselben Platze behaupten. Sofern aber z. B. die tropistische Reizwirkung veranlasst, dass die nach der Lichtquelle hinzielende Bewegungsthätigkeit verhältnissmässig länger anhält und ausgiebiger ausfällt,

wird der Organismus, trotz seines Hin- und Herbewegens, nach einem bestimmten Ziele vorrücken (II, § 142).

Während der Gleitbewegung liegen die Diatomeen und Oscillarieen mit einer Längsseite ganz oder theilweise dem Substrate an, können sich aber gelegentlich so weit abheben, dass nur noch das eine Ende an der Unterlage haftet. In dem einen wie in dem anderen Falle pflegen zwar nicht die Diatomeen[1]), wohl aber die Oscillarieen eine Drehung um die eigene Längsachse auszuführen, die (wie bei den Schwärmzellen) genetisch mit der motorischen Thätigkeit verknüpft ist und demgemäss mit der Bewegungsrichtung eine Umkehrung erfährt. Sowohl bei den starren Diatomeen, als auch bei den (elastisch) flexibeln Oscillarieen geht die Fortbewegung ohne nennenswerthe Krümmungen des Körpers von statten, die aber bei den flexibeln Oscillarieen rein mechanisch erzeugt werden, wenn der bewegungsthätige Faden auf Widerstände stösst oder in irgend einer Weise vorübergehend festgehalten wird. In dieser Weise kommen in der That die schlängelnden, circumnutirenden, schnellenden etc. Bewegungen zu Stande, die bei gewissen Oscillarieen sehr ansehnlich ausfallen können[2]).

Die Bewegungsenergie wird nachweislich an der Oberfläche entwickelt, und zwar bei Diatomeen an der Schalenseite durch die Strömung einer voraussichtlich plasmatischen Masse, deren Bewegungsrichtung umsetzt und demgemäss (in der Richtung der Längsachse) abwechselnd nach dem einen und dem anderen Ende der Schalenseite gerichtet ist. Die Existenz und die Richtung dieser motorischen Thätigkeit wird bei einer festliegenden Diatomee dadurch gekennzeichnet, dass kleine Körper (Sandkörnchen, Indigopartikel etc.), die an der freien (nicht dem Substrat anliegenden) Schalenseite haften, fortbewegt und abwechselnd vorwärts und rückwärts (von dem einen zum anderen Pol) befördert werden[3]). Bei den Oscillarieen ist die motorische Thätigkeit noch nicht präcisirt; sie giebt sich aber ebenfalls in der Fortbewegung von Körnchen kund, die an der Oberfläche haften. Jedoch werden diese Partikel, wie es bei der Achsendrehung des bewegten Fadens zu erwarten ist, in schraubigen Bahnen abwechselnd vorwärts und rückwärts bewegt.

Diatomeen. — Während verschiedene Forscher[4]) die Bewegung der Diatomeen durch einseitiges Hervorstossen von Wasser, also durch Rückstoss

---

1) Nach Borscow (Die Süsswasser-Bacillariaceen des südwestlichen Russlands 1873, p. 35) führen Cylindrotheca und Nitzschiella während der Gleitbewegung Drehungen um ihre Längsachse aus.

2) Nägeli, Beiträge z. wissenschaftl. Botanik 1860, Heft 2, p. 89; Correns, Bericht. d. botan. Gesellsch. 1897, p. 141. — Auch Kolkwitz hat sich späterhin (Bericht. d. botan. Gesellsch. 1897, p. 460) dieser Auffassung angeschlossen. Indess ist nicht ausgeschlossen, dass fernerhin Arten aufgefunden werden, die, wie die Fäden verschiedener Algenarten, lebhafte autonome Krümmungsbewegungen ausführen. Vgl. diesen Bd. II, p. 380.

3) Schon beobachtet von Siebold, Zeitschrift f. wissenschaftl. Zool. 1849, Hft. 1, p. 284, und M. Schultze, Archiv. f. mikroskop. Anatom. 1865, Bd. 1, p. 386.

4) Nägeli, Gattungen einzelliger Algen 1849, p. 20; Siebold, l. c.; Dippel, Beiträge z. Kenntniss der in den Soolwässern von Kreuznach lebenden Diatomeen 1870, p. 332; Borscow, l. c.; Mereschkowsky, Bot. Ztg. 1880, p. 529.

zu Stande kommen lassen, sind M. Schultze[1], Pfitzer[2], Engelmann[3]) der Ansicht, dass die Bewegung in irgend einer Weise durch hervortretende Plasmafortsätze vermittelt werde. Die Existenz und die Wirkungsweise des extracellulären Plasmas wurde aber erst durch O. Müller[4]) erwiesen und aufgeklärt. Nach diesem Forscher tritt auf jeder der beiden Schalenseiten aus den Polspalten Plasmamasse nach aussen, die in der Spalte der Raphe zu dem Mittelknoten strömt und an diesem in das Innere zurückkehrt. Da nun eine genügende motorische Energie schon durch die mechanische Wirkung (die Reibung) dieser strömenden Masse gegen das angrenzende Wasser gewonnen wird, so kommt eine Gleitbewegung auch dann zu Stande, wenn die Diatomee mit der Gürtelbandseite dem festen Substrate anliegt, wenn also die Plasmamasse mit diesem gar nicht in Berührung tritt[5]). Weil aber die motorische Kraft nur an der Schalenseite erzeugt wird, so ist es begreiflich, dass nur die an der Schalenseite adhärirenden Fremdkörper, sei es mit, sei es ohne directen Contact mit dem strömenden Plasma, fortbewegt werden[6]).

Näheres ist in den Arbeiten von O. Müller zu finden, bei dem auch dargethan ist, dass die extracelluläre, äusserst dünne Plasmaschicht nur mässig schnell zu strömen braucht, um die langsame Fortbewegung der Diatomeen zu bewirken, die gewöhnlich nicht 0,02 mm in 1 Sec. erreicht[7]). Indess muss die in der besagten Weise gewonnene motorische Energie in der Regel nicht ausreichen, um ein freies Herumschwimmen zu erzielen, da dieses nur ausnahmsweise beobachtet wurde[8]) und meist angezweifelt wird. Uebrigens scheinen die beiden Schalenhälften nicht immer harmonisch zusammenzuwirken, da das extracelluläre Plasma an den beiden opponirten Schalenseiten öfters in entgegengesetzter Richtung strömt und demgemäss eine antagonistische motorische Thätigkeit entwickeln kann[9]).

---

1) M. Schultze, l. c. p. 388.

2) Pfitzer, Unters. üb. Bau u. Entwickelung d. Diatomeen 1871, p. 176 (in Hanstein's Botan. Abhandl. Bd. 1).

3) Engelmann, Botan. Ztg. 1879, p. 54.

4) O. Müller, Bericht. d. botan. Gesellsch. 1899, p. 445; 1897, p. 70, u. die in derselben Ztschr. seit 1889, p. 169 enthaltenen Aufsätze dieses Forschers. Ein Referat dieser Arbeiten findet man bei Karsten, Die Diatomeen d. Kieler Bucht 1899, p. 163; H. Klebhahn, Archiv f. Protistenkunde 1902, Bd. I, p. 429. — Aus diesen Referaten ist zu ersehen, dass sich R. Lauterborn in seinen späteren Arbeiten (Untersuchung. üb. d. Diatomeen 1896, p. 113) in den Hauptpunkten an Müller's Auffassung angeschlossen hat. — Ueber extramembranöses Plasma vgl. Bd. II, p. 220.

5) Wenn auch die Diatomeen zumeist mit der Schalenseite dem Substrate anliegen, so giebt es doch auch solche, bei welchen ziemlich häufig die Gürtelbandseite an dem Substrate gleitet. Vgl. z. B. O. Müller, Bericht. d. botan. Gesellsch. 1894, p. 143; Karsten, l. c. p. 165; Benecke, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 551.

6) O. Müller, Bericht. d. botan. Gesellsch. 1894, p. 143; M. Schultze, l. c. Letzterer konstatirte bereits, dass die Fremdkörper immer nur bis an das Ende der einen Schalenseite, also nicht über die Kante hinaus, fortbewegt werden.

7) O. Müller, l. c. 1897, p. 75; Müller (l. c. 1896, p. 121) beobachtete Bewegungsschnelligkeiten zwischen 0,007 und 0,017 mm in 1 Sec. Am schnellsten bewegen sich nach Benecke (l. c.) die farblosen Diatomeen.

8) Pfitzer, l. c. p. 176. Vgl. auch O. Müller, Ber. d. botan. Gesellsch. 1896, p. 128. Von dem freien Schwimmen in Wasser ist das Kriechen an der Oberfläche (an dem Spannungshäutchen) des Wassers zu unterscheiden.

9) Schon beobachtet von M. Schultze, l. c. Vgl. z. B. Benecke, l. c. p. 553.

Da sich eine Gallertschicht (Schleimschicht) nicht bei allen Diatomeen findet, so ist eine solche zur Realisirung der Bewegung nicht nothwendig[1]). Wird eine Schleimschicht formirt, so wird diese (ohne dass sie in das Innere tritt) entweder durch die strömende Plasmaschicht in Bewegung gesetzt oder die motorische Energie wird durch die Wirkung der Plasmaströmung gegen die selbstproducirte Schleimschicht gewonnen. Durch das Zurückbleiben eines Theiles dieser Schleimhülle wird dann, in analoger Weise wie bei den Oscillarieen, die Bewegungsbahn gekennzeichnet[2]). Wir können indess nicht weiter auf dieses Verhalten, sowie auf verschiedene Controversen eingehen, die sich unter anderm auf die besondere Lage und Gestaltung der Austrittsstellen und der Bewegungsbahn des extracellulären Protoplasmas, sowie auf die Frage beziehen, ob eine Fortbewegung auch durch das Hervorpressen von Schleimmassen etc. verursacht wird[3]). Jedenfalls deuten schon die festsitzenden Diatomeen darauf hin, dass sich nicht alle Repräsentanten dieser Ordnung ganz gleich verhalten.

Oscillarieen[4]). — Die Fäden sind allgemein mit einer Scheide aus weicher Gallerte umgeben, mit der oder in der sie sich fortbewegen[5]). Dabei wird die Bahn durch zurückbleibende Gallertsubstanz gekennzeichnet, während durch gleichzeitige Neubildung dafür gesorgt ist, dass die fortrückende Spitze dauernd mit Gallerte umkleidet bleibt. Die Mechanik dieser Bewegungen ist noch nicht aufgeklärt. Dass es sich nicht um ein Fortbewegen durch Schlängeln etc. des Körpers handelt, folgt aus der schon (II, p. 708) erwähnten Erfahrung, dass sich der Faden ohne die Entwickelung einer Krümmungsthätigkeit bewegen kann. Für die Existenz und die Action eines extracellulären Plasmas haben sich bis dahin keine bestimmten Argumente beibringen lassen[6]). Ferner ist es fraglich, ob etwa die Fortbewegung durch die Ausscheidung und Quellung von Gallerte (vgl. II, p. 711) oder durch eine entsprechende Regelung und Ausnutzung von Oberflächenenergie (II, § 137) erzielt wird. Augenscheinlich wird aber die motorische Kraft, ebenso wie bei den Diatomeen, nicht durch das einseitige Hervorstossen von Wasser gewonnen[7]). Eine bestimmte Entscheidung ist auch nicht

---

1) O. Müller, l. c. 1897, p. 81.

2) M. Schultze, l. c. p. 399; O. Müller, l. c.; Lauterborn, l. c. etc.

3) Vgl. z. B. Schütt, Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 33, p. 645, 656; Ber. d. botan Gesellsch. 1902, p. 202; O. Müller, Ber. d. bot. Gesellsch. 1899, p. 445; 1900, p. 481; 1901, p. 195.

4) Nägeli, Beiträge z. wissenschaftl. Botan. 1860, Hft. 2, p. 89; Correns, Ber. d. bot. Gesellsch. 1897, p. 141. Ferner Kolkwitz, Bericht. d. bot. Gesellsch. 1897, p. 460; Hansgirg, Bot. Ztg. 1883, p. 831; Physiolog. u. Phycophytol. Untersuch. 1893, p. 207. Die ältere Literat. über die seit Adanson (1767) bekannten Bewegungen der Oscillarieen bei Meyen, Pflanzenphysiol. 1839, Bd. 3, p. 563; Mohl, Vegetabilische Zelle 1851, p. 136. — Das im Text Gesagte stützt sich besonders auf die Arbeit von Correns. [F. Brand, Beihefte z. botan. Centralbl. 1903, Bd. 15, p. 53.]

5) Ueber die Bedeutung von Gallerte und Schleim für das Fortgleiten vgl. F. W. T. Hunger, Biolog. Centralbl. 1899, Bd. 19, p. 385; Br. Schröder, Verhandl. d. naturh.-medic. Vereins zu Heidelberg 1902, Bd. VII, Hft. 2, p. 187.

6) Diese ergeben sich auch nicht aus den von Engelmann (Bot. Ztg. 1879, p. 54) ausgeführten Versuchen. Cilien sind bis dahin nicht gefunden. Die positiven Angaben dürften darauf beruhen, dass anhaftende Bacterien für Cilien gehalten wurden.

7) Eine solche Annahme findet sich bei Hansgirg, l. c.; vgl. auch diesen Bd. II, p. 708, Anm. 4.

daraus zu entnehmen, dass adhärirende Fremdkörper an oder in der Gallerte in einer schraubenlinigen Bahn fortbewegt werden, dass hierbei neben den activen auch inactive Zonen gefunden werden, dass ferner nach Correns während der Fortbewegung immer ein Theil des Fadens festhaftet. Ebenso wie bei den meisten Diatomeen (II, p. 709) unterbleibt ein freies Herumschwimmen[1]) schon wegen der geringen Bewegungsschnelligkeit, die von Correns im Maximum zu 0,004 mm in 1 Sec. gefunden wurde.

Das strahlenförmige Auseinanderweichen, welches man an Oscillarienmassen beobachtet, die sich auf feuchtem Substrate befinden[2]), ist offenbar eine Gruppirung, die aus der realisirten Bewegungsthätigkeit, sowie aus den Widerständen resultirt, die eben bei radialer Anordnung und centrifugaler Fortbewegung der Fäden ein Minimum werden. Uebrigens wird eine analoge Gruppirung auch durch die Bewegungsthätigkeit der Fäden von Spirogyra etc. hervorgebracht.

Desmidiaceen[3]). Die langsamen Bewegungen dieser Organismen werden nach Klebs durch die Ausscheidung von Schleimmasse erzielt. Thatsächlich lässt sich nachweisen, dass gewisse Desmidiaceen durch die Secretion eines Gallertstieles bis zu einer gewissen Höhe im Wasser emporgehoben werden[4]). Es ist aber auch einleuchtend, dass sich ein Organismus durch die bestimmt gerichtete, fortdauernde Secretion von Schleim selbstthätig auf einer Unterlage fortschieben kann. Wenn verschiedene Desmidiaceen bei einer solchen Fortbewegung schief aufgerichtet sind und nur mit einem Ende das feste Substrat berühren, so ist darin der Erfolg einer bestimmten Orientirung zu sehen, gleichviel ob immer dasselbe oder abwechselnd, in Folge einer selbstregulatorischen Thätigkeit (Veränderung), das eine oder das andere Ende des bipolaren Organismus dem Substrate anhaftet. Letzteres ist bei Closterium moniliferum der Fall, das sich infolgedessen bei phototropistischer Reizung in analoger Weise nach der Lichtquelle hinbewegt, wie ein Stab, den man so fortschleudert, dass er sich überschlägt, und dass abwechselnd das eine und das andere Ende auf die als Drehpunkt dienende Unterlage gestützt wird (Stahl, l. c.; vgl. II, § 145).

In der That muss es möglich erscheinen, dass die beobachteten Bewegungen

---

1) Nach Nägeli (l. c. p. 90) und nach Kolkwitz (l. c. p. 466) soll aber gelegentlich freies Schwimmen vorkommen. Kolkwitz beobachtete auch ein Fortkriechen an der Wasserfläche.

2) Vgl. Nägeli, l. c. p. 91. Es ist natürlich nicht ausgeschlossen, dass unter Umständen auch Reizungen mitwirken. Hansgirg (l. c. 1893, p. 207) hat aber für diese Annahme keine Beweise erbracht. — Ueber ähnliche Gruppirungen bei Diatomeen vgl. z. B. M. Schultze, Archiv f. mikroskop. Anatom. 1865, Bd. 1, p. 396. — Ueber Spirogyra vgl. diesen Bd. II, p. 380.

3) Klebs, Biolog. Centralbl. 1885, Bd. 5, p. 353; Unters. a. d. bot. Institut zu Tübingen 1886, Bd. 2, p. 383; Stahl, Bot. Zeit. 1880, p. 397; Verhandl. d. phys.-med. Gesellsch. in Würzburg 1879, Bd. 14; Aderhold, Jenaische Zeitschrift f. Naturw. 1888, N. F. Bd. 15, p. 323. — Ueber die Gallertausscheidung bei Desmidieen siehe ferner Schütt, Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 33, p. 676; B. Schröder, Verhandl. d. naturh.-med. Vereins in Heidelberg 1902, N. F. Bd. 7, p. 139; J. Lütkemüller, Cohn's Beiträge z. Biologie 1902, Bd. 8, p. 347.

4) Bd. II, p. 697 ist auf die Analogie dieser Fortbewegung mit dem Fortschieben durch intercalares Wachsen hingewiesen.

der Desmidiaceen, auch das Fortschreiten nach einem bestimmten Ziele, sowie die pendelartigen oder elliptischen Excursionen, durch die autogene und aitiogene Regulation der Schleimsecretion erzielt werden. Desshalb muss es aber doch dahin gestellt bleiben, ob bei diesen Organismen immer nur diese oder unter Umständen auch andere Mittel zur Fortbewegung angewandt werden. Uebrigens wird auch bei den gestielten Diatomeen durch die Formirung des Gallertstieles eine gewisse Fortbewegung erzielt. Auch ist es bekannt, dass manche Diatomeen, sowie auch einzelne Desmidiaceen so fest an Steinen etc. haften, dass sie sogar in Stromschnellen nicht abgerissen werden.

§ 136. Amöboide Bewegungen.

Unter den vegetabilischen Organismen ist eine ausgezeichnete amöboide Gestaltungs- und Bewegungsthätigkeit nur bei den Plasmodien und Schwärmzellen der Myxomyceten bekannt. Ausserdem ist bei den Schwärmzellen einiger Pilze (Chytridiaceen etc.) und Algen[1]) eine ansehnliche amöboide Bewegungsthätigkeit beobachtet, die nach dem Festsetzen, also nur vorübergehend, eintritt. Da aber die übrigen Gymnoplasten (Schwärmzellen, Eizellen etc., sowie die plasmolysirten Protoplaste) keinen merklichen amöboiden Formenwechsel zeigen, so folgt, dass nur in gewissen Protoplasten eine energische amöboide Gestaltungsthätigkeit angestrebt wird. Mit dem Fehlen der äusseren activen Ausgestaltung ist indess eine innere amöboide Bewegungsthätigkeit nicht ausgeschlossen. Thatsächlich wird z. B. eine gewisse wechselnde Ausgestaltung häufig gegen den Zellsaft hin ausgeführt (vgl. II, p. 697 u. § 138). Ferner wird zuweilen bei dem Zellkern eine geringe und langsame amöboide Formänderung beobachtet, die in gewissen Fällen (Blatthaare von Tradescantia virginica, Blattzellen von Elodea canadensis) durch die Einwirkung von Asparagin lebhaft und ausgiebig wird[2]).

Wir haben hier nicht näher die formale Seite der amöboiden Bewegungsthätigkeit zu schildern, durch die fortwährend der äussere Umriss des Organismus modificirt wird, indem an einer oder an vielen Stellen gröbere oder feinere Hervorwölbungen (Pseudopodien), bezw. Einbuchtungen entstehen und wieder eingezogen und ausgeglichen werden[3]). Auf diese Weise kommt sowohl das

---

1) Berthold, Protoplasmamechanik 1886, p. 94; de Bary, Morphologie u. Biologie d. Pilze 1884, p. 174; Zopf, die Pilze 1890, p. 102, und die an diesen Stellen citirte Literatur. — Unter den animalischen Organismen und Gebilden sind ausgezeichnete amöboide Bewegungen, z. B. bei den Rhizopoden und den weissen Blutkörperchen zu finden, ferner bei den Amöben, die man schliesslich auch dem Pflanzenreiche angliedern kann. Vgl. über diese und andere Organismen O. Hertwig, Die Zelle und die Gewebe 1893, p. 55; Verworn, Allgemeine Physiologie 1901, III. Aufl., p. 244.

2) F. G. Kohl, Bot. Centralbl. 1897, Bd. 72, p. 168. — An Zellkernen animalischer Organismen sind amöboide Gestaltungen häufiger beobachtet.

3) Näheres bei de Bary, Morphologie u. Biologie d. Pilze 1884, p. 453; Zopf, in Schenk's Handb. d. Botanik 1887, Bd. 3, 2. Hälfte, p. 1; Pfeffer, Zur Kenntniss d. Plasmahaut u. d. Vacuolen 1890, p. 256. Siehe auch die Fig. 2 u. 7 in diesem Buche, Bd. I, p. 45 u. p. 95. — Ueber Amoeben u. animalische Organismen vgl. die in

Hervorwölben und Einziehen der feinen und langen Pseudopodien der Rhizopoden u. s. w. zu Stande, als auch die lappige, fächerförmige oder netzförmige Ausgestaltung des Myxomycetenplasmodiums, an dem übrigens gleichzeitig zahlreiche feine, aber kurze Pseudopodien hervorgetrieben und wieder eingezogen werden. Da nun bei dem Plasmodium etc. die Expansion (bezw. die Contraction) eine gewisse Zeit nach der einen und darauf nach der anderen Seite thätig ist, so ergiebt sich ein periodisches Hin- und Herbewegen des Plasmodiums und somit auch der Strömung des inneren (flüssigeren) Körnerplasmas, die immer nach den expansionsthätigen, vorrückenden Partien des Plasmodiums gerichtet ist. Eine solche lebhafte Binnenströmung ist zwar vielfach, aber doch nicht in allen Fällen mit der amöboiden Locomotion verknüpft[1]. So tritt diese Binnenströmung bei den Schwärmsporen der Myxomyceten zurück. Diese sind auch zu Schwimmbewegungen befähigt (II, p. 701) und führen infolge der Wirkung der Cilien gegen mechanische Widerstände öfters eine ruckweise oder springende Fortbewegung aus[2].

Wie immer diese amöboiden Gestaltungen zu Stande kommen mögen (vgl. II, § 137), so sind sie doch in jedem Falle das Resultat einer autogenen Bewegungsthätigkeit, die durch die Eigenthätigkeit des Organismus veranlasst und regulirt wird. Wir tragen auch nur den wahrnehmbaren Erscheinungen Rechnung, wenn wir die Ausgestaltung und Rückgestaltung auf den Antagonismus von Expansion und Contractionsthätigkeit zurückführen[3] und weiter aus der Realisirung dieser Thätigkeit die Fortbewegung des Organismus erklären. Denn diese ist gesichert, wenn das Substrat dem (mit oder ohne Schleimsecretion[4]) adhärirenden Organismus als Stützpunkt dient, und wenn sich die Körpermasse (bezw. das Pseudopodium) auf der einen Seite fortschiebt, während sie auf der anderen Seite, unter Ueberwindung der Adhäsion am Substrate, eingezogen wird.

Auf die besagte Weise wird allerdings nur eine langsame Fortbewegung erzielt, die im günstigen Falle etwa 0,006 mm in 1 Sec. beträgt[5], also etwa mit der Bewegungsschnelligkeit von Diatomeen (II, p. 709) und Oscillarieen (II, p. 711) übereinstimmt. Das verticale Emporwandern der in Wasser oder feuchter Luft befindlichen Plasmodien zeigt, dass die Bewegungsenergie zur Bewältigung

---

Anm. 1 citirte Lit., sowie L. Rhumbler, Archiv f. Entwicklungsmechanik 1898, Bd. 8, p. 114; P. Jensen, Die Protoplasmabewegung 1902, Sep. a. Ergebnisse der Physiol. I. Jahrg. An diesen Stellen ist auch Näheres über die verschiedenartige Plasmaströmung in den Pseudopodien zu finden.

1) Vgl. z. B. Berthold, l. c. p. 109; Jensen 1902, l. c. p. 14.

2) de Bary, l. c. p. 954; Fayod, Bot. Ztg. 1883, p. 171. Ueber die cilienartigen Pseudopodien der Myxomycetenschwärmer siehe die in diesem Buche, Bd. II, p. 700 und 701 citirte Literatur.

3) Jensen, l. c. 1902, p. 7 spricht von einer sphärogenen und cylindrogenen Componente, um damit die auf die Abrundung, bezw. die auf die Ausgestaltung berechnete Thätigkeit anzuzeigen.

4) de Bary, l. c. p. 458; Rhumbler, l. c. p. 158; Jensen, l. c. p. 36.

5) Hofmeister (Pflanzenzelle 1867, p. 23) giebt für Didymium serpula eine Bewegungsschnelligkeit von 0,4 mm, für Stemonitis fusca von 0,15 mm in 1 Minute an. Vgl. auch Jensen, l. c. p. 15. — Bei gewissen animalischen Organismen giebt es aber auch Pseudopodien, die sehr schnell eingezogen und hervorgetrieben werden.

des eigenen Gewichts, sowie auch einer etwas grösseren Last ausreicht. Jedoch gestattet die geringe Cohäsion keine allzu grossen Leistungen. Demgemäss wird durch das Einbetten in weiche Gelatine die Fortbewegung des Plasmodiums soweit aufgehoben, dass unter diesen Bedingungen nur noch die Bestrebungen zu einer periodischen, amöboiden Bewegungsthätigkeit zu erkennen sind [1]). Das schliesst indess nicht aus, dass sich kleine Amöben, weisse Blutkörperchen etc. vermöge ihrer Befähigung zu einer weitgehenden Aenderung der Körperform durch sehr enge Poren durcharbeiten, die sie präformirt vorfinden, oder die sie, analog wie eindringende Pilzfäden (I, p. 360), durch ihre Eigenthätigkeit schaffen [2]).

§ 137. Mechanik der amöboiden Bewegungen.

Soweit das Protoplasma, wie es zumeist zutrifft, zähflüssig ist [3]), verhält es sich in physikalischer Hinsicht wie eine jede Masse, der ein solcher Aggregatzustand zukommt (vgl. II, p. 47). Somit sind bei der Beurtheilung der Gestaltungen und Bewegungen des Protoplasten und im Protoplasma die Eigenschaften und Besonderheiten des flüssigen Aggregatzustandes zu beachten, die wir als bekannt

---

1) Pfeffer, l. c. p. 277 Anmerk. — Ueber die Arbeitsleistung animalischer Pseudopodien siehe Jensen, l. c. p. 14.

2) Ueber Plasmodiophora s. S. Nawaschin, Flora 1899, p. 404.

3) Die Existenz und Bedeutung des zähflüssigen Aggregatzustandes wurde schon in Bd. I. p. 38 hervorgehoben. Ein solcher Aggregatzustand wurde bereits von Mohl, Nägeli u. s. w. angenommen, und heute besteht kein Zweifel darüber, dass diese Auffassung berechtigt ist, dass also die Ansichten einiger Autoren, dem Protoplasma komme eine feste Beschaffenheit zu, irrig sind. Näheres bei Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 1; Berthold, Protoplasmamechanik 1886, p. 85; Pfeffer, Zur Kenntniss d. Plasmahaut u. d. Vacuolen 1890, p. 267; Bütschli, Untersuch. über mikroskop. Schäume 1902; Rhumbler, Archiv f. Entwickelungsmechanik 1898, Bd. 7, p. 172; Zeitschrift f. allgem. Physiologie 1902, Bd. I, p. 279; 1903, Bd. 2, p. 183 u. s. w. — Der zähflüssige Aggregatzustand des Protoplasma wird z. B. bewiesen durch die schon erwähnte Abrundung des Ganzen, sowie der im Innern befindlichen Vacuolen, durch die Strömungsbewegungen, durch das Ausziehen in Fäden, überhaupt durch die Nachgiebigkeit gegen alle mechanische Einwirkungen (mit Einschluss der Oberflächenspannung). Aus diesem Verhalten ist zu ersehen, dass das Protoplasma wenig oder auch erheblicher zähflüssig ist. Im allgemeinen reicht aber die Zähflüssigkeit aus, um die Molecularbewegung der im Innern des Protoplasmas befindlichen kleinen Körper (vgl. z. B. Velten, Flora 1873, p. 120), sowie die Eigenbewegung von aufgenommenen Bacterien, Volvocineen etc. (Celakovsky, Flora 1892, Ergzbd. p. 223) zu hemmen, Bewegungen, die dagegen in der Vacuolenflüssigkeit zu Stande kommen. Ferner hat die Zähflüssigkeit etc. zur Folge, dass Umlagerungen im Innern des Protoplasten ohne die Mithilfe einer anderweitigen Bewegungsthätigkeit nur allmählich ausgeglichen werden, und dass längere Protoplasten bei der Plasmolyse nicht so leicht in Theilstücke zerfallen, wie ein aus einer leicht beweglichen Flüssigkeit gebildeter Faden (vgl. Bd. II, p. 46; über die Anpressung des Protoplasten durch den Turgor und über das osmotische System siehe Bd. I, § 24). Aus diesen und anderen Erfahrungen ergiebt sich ferner, dass der zähflüssige Aggregatzustand auch im lebensthätigen Protoplasma besteht (vgl. Pfeffer, l. c. p. 271), also nicht erst durch die äusseren Eingriffe u. s. w. erzielt wird, die allerdings, wie fernerhin mitgetheilt wird, in gewissen Fällen die Cohäsion des Protoplasmas herabsetzen können. — Ueber die innere Ausgestaltung der Protoplasten vgl. II, § 140.

voraussetzen. Wir haben desshalb nicht die Physik der Oberflächenspannung und der hiermit zusammenhängenden Ausbreitungserscheinungen auf Flüssigkeiten und festen Substraten u. s. w. zu behandeln[1]), durch die, soweit andere mechanische Factoren nicht im Spiele sind, auch die Gestaltungen und Bewegungen des mehr oder minder zähflüssigen Protoplasmas beherrscht werden. Immerhin sei daran erinnert, dass die Abrundung eines plasmolysirten Protoplasten oder eines isolirten Protoplasmastückes, ebenso wie die Abrundung des in einer Flüssigkeit schwebenden Oeltropfens, durch die homogene Oberflächenspannung bedingt ist, dass also eine jede Anomogenität in der Vertheilung der Oberflächenspannung eine Abweichung von der Kugelgestalt verursachen muss. Demgemäss wird z. B. eine locale Verminderung der Oberflächenspannung eine localisirte Hervorwölbung am Flüssigkeitstropfen bewirken, die so lange anhält, bis durch die Verkleinerung des Krümmungsradius der bisherige Centraldruck und damit das Druckgleichgewicht wieder hergestellt sind[2]). Durch eine entsprechende Modification der Oberflächenspannung kann also eine beliebige und weitgehende Ausgestaltung des freischwebenden oder des einer flüssigen oder festen Unterlage aufliegenden (nicht mischbaren) Tropfens erzielt werden, die bei stetigem Wechsel einen continuirlichen Formenwechsel verursacht. In der That werden z. B. bei der Ausbreitung eines Oeltropfens auf alkalischem Wasser Gestaltungen und Bewegungen beobachtet[3]), die in formaler Hinsicht an die amöboiden Bewegungen gewisser Organismen (II, § 136) erinnern.

Es kann aber auch ohne eine auffällige amöboide Gestaltung eine bestimmt gerichtete Strömungsbewegung entstehen, wenn eine geeignete und genügende Potentialdifferenz der Oberflächenspannung hergestellt und unterhalten, bezw. rhythmisch verändert wird. Das ist z. B. der Fall, wenn ein in Wasser liegender Tropfen Olivenöl oder Paraffinöl einseitig mit einer Seifenlösung in Berührung kommt. Denn durch die so bewirkte, locale Verminderung der Oberflächenspannung (die sich durch eine gewisse Hervorwölbung des Oeltropfens kund giebt) wird, in Verbindung mit der Ausbreitung der Seife an der Oberfläche des Oeltropfens, eine Fortführung der peripheren Oelschicht von dem Orte niederer zu den Orten höherer Spannung bewirkt. Hierdurch und durch den Nachstrom kommt in dem Oeltropfen (aber auch in der Seifenlösung) eine bestimmt gerichtete Circulationsbewegung zu Stande, die fortdauert, weil die Seifenlösung mit der Entfernung von dem Contactpunct verdünnt und endlich durch das umgebende Wasser beseitigt wird[4]). Zugleich tritt eine Fortbewegung des Oeltropfens gegen die Seifenlösung, also in der Richtung der Spannungsabnahme, ein[5]).

---

1) Näheres in den Lehrbüchern der Physik, sowie bei Lehmann, Molecularphysik 1888, Bd. 1, p. 251. Ferner bei Berthold, l. c.; Bütschli, l. c.; Rhumbler l. c.; P. Jensen, Pflüger's Archiv f. Physiologie 1901, Bd. 87, p. 366, sowie in den an diesen Stellen citirten, physikalischen Arbeiten von Quincke u. s. w.

2) Dasselbe ist auch der Fall, wenn bei einem aufgeblasenen Gummiballon an einer Stelle die Dicke oder die Elasticität des Kautschuks vermindert wird.

3) Vgl. z. B. Berthold, l. c. p. 96, u. die in Anm. 1, p. 714 citirte Literatur.

4) Bütschli, l. c. p. 43. Weitere Beispiele bei Berthold, Rhumbler etc.

5) Bütschli, l. c. p. 44. — So erklärt es sich auch, dass sich die in verdünntem Alkohol schwebenden Tröpfchen von Ricinusöl nach Chloroform, sowie nach Kali-

Analoge Erfolge werden beobachtet, wenn ein Tropfen eines Gemisches aus Olivenöl und Kaliumcarbonat in reines Wasser gebracht wird, indem die Herabsetzung der Spannung u. s. w. in diesem Falle durch die Seife bewirkt wird, die aus dem Inneren hervortritt und sich an der Oberfläche des Tropfens ausbreitet[1]). Durch die Herstellung der physikalischen Bedingungen, also durch die entsprechende Modification der Oberflächenspannung mittelst einer secretorischen oder anderweitigen Thätigkeit, muss es also auch dem zähflüssigen Protoplasten möglich sein, einen Formenwechsel, eine gewisse Locomotion oder eine Binnenströmung zu erzielen. Derartige Erfolge sind aber auch im Inneren des Protoplasmas möglich, wenn durch die Thätigkeit des Zellkerns, des Chlorophyllkorns oder des umgebenden Cytoplasmas die Oberflächenspannung etc. so modificirt und regulirt wird, dass ein Formenwechsel oder eine Strömungsbewegung zu Stande kommt.

Da die Umrisse eines Flüssigkeitstropfens durch die Oberflächenspannung bedingt sind, so muss die amöboide Bewegung eines Protoplasten, dessen ganze Masse flüssig ist, durch die entsprechende Aenderung der Oberflächenspannung bewirkt werden. Auf diese Weise kann aber die amöboide Bewegung nicht zu Stande kommen, wenn der Protoplast, oder auch nur die peripherische Schicht des Protoplasmas, eine Cohäsion besitzt, die den mechanischen Bestrebungen der Oberflächenspannung ganz oder theilweise zu widerstehen vermag. Diese Eigenschaft kommt schon der erstarrten Gelatine und augenscheinlich auch dem Ectoplasma zu, das bei dem Plasmodium der Myxomyceten eine consistentere Hüllschicht von variabler Dicke um das flüssige Endoplasma bildet. Möglicherweise wird die Herstellung eines festeren Aggregatzustandes häufiger benutzt, um, unter Ueberwindung der antagonistischen Oberflächenspannung, die amöboide Ausgestaltung, also auch die Formirung von Pseudopodien, Cilien etc., zu ermöglichen und zu erzielen. Jedenfalls besitzen bestimmte Protoplaste die Fähigkeit, durch die Cohäsionssteigerung von Protoplasmamassen[2]) oder durch die Production von Gerüstsubstanzen Zellen von soliderem und tragfähigerem Bau herzustellen. Auch die Zellhaut gehört ja zu den Gerüstsubstanzen, die entweder durch eine secretorische Thätigkeit oder durch eine Metamorphose von Plasmamasse gebildet wird (II, § 36).

Wenn aber der Protoplast, wo es darauf ankommt, sogar die Zellhaut wieder auflösen und beseitigen kann, so ist es nicht zu verwundern, dass er auch die gesteigerte Consistenz protoplasmatischer Substanz wieder rückgängig zu machen vermag, wie es thatsächlich bei dem Plasmodium der Myxomyceten zu beobachten ist. Mit einem solchen Wechsel wird dann, ebenso wie bei der Verflüssigung der Gelatine, die Oberflächenspannung wieder-

---

lauge bewegen (Rhumbler, Physikalische Zeitschrift 1899, Nr. 3), und dass nach Bernstein (Pflüger's Archiv f. Physiologie 1900, Bd. 80, p. 628) Quecksilbertröpfchen nach Kaliumbichromat wandern.

1) Vgl. Bütschli, l. c. p. 33. Vgl. auch II, § 138.

2) Vgl. Bd. I, p. 38, 40. Der allmähliche Cohäsionswechsel der Gelatine u. s. w. zeigt, dass es keine scharfe Grenze zwischen dem flüssigen und festen Aggregatzustande giebt. Vgl. auch Pfeffer, Zur Kenntniss der Plasmahaut u. d. Vacuolen 1890, p. 255; Rhumbler, Zeitschrift f. allgem. Physiologie 1902, Bd. 1, p. 281.

um zu entscheidender Wirkung kommen. Auf diese Weise wird demgemäss eine Contraction, d. h. eine Ausgleichung derjenigen Ausgestaltung eintreten, welche die consistentere Protoplasmamasse, gleichviel auf welche Weise, entgegen der Oberflächenspannung auszuführen vermochte und ausführte. Falls die Expansion und die Contraction auf einem solchen Antagonismus beruhen, bedarf es, z. B. zur Formirung eines Pseudopodiums etc., keiner Modification der Oberflächenspannung, während eine sehr starke locale Depression der Oberflächenspannung nothwendig ist, wenn durch diese das Hervortreiben und die Erhaltung eines Pseudopodiums, einer Cilie etc. bewirkt werden soll. Eine bestimmte Entscheidung in diesen Fragen ist desshalb nicht leicht, weil insbesondere da, wo es sich um sehr zarte Plasmagebilde oder um dünne Plasmaschichten handelt, einmal die Cohäsion schwer zu ermitteln ist, und weil es ausserdem unbekannt ist, bis zu welchem Grade der Protoplast die Intensität der Oberflächenspannung zu erhöhen oder zu erniedrigen vermag (vgl. Pfeffer, Plasmahaut u. Vacuolen 1890, p. 273).

Mag nun eine mechanische Action durch Oberflächenenergie, durch osmotische oder chemische Energie oder durch ein anderes Energiemittel vollbracht werden, so ist durch die Präcisirung des Energiemittels und der mechanischen Ausführung ein Fortschritt, aber keineswegs eine völlige Einsicht in den physiologischen Process gewonnen. Denn mit einer solchen Präcisirung bleibt die Gesammtheit der physiologischen Thätigkeiten und Operationen unbestimmt, durch welche die bestimmt gerichtete Nutzbarmachung des bezüglichen Energiemittels im Dienste des Organismus vorbereitet und erzielt wird (vgl. Bd. I, p. 5; II, p. 161). Uebrigens ist schon früher (Bd. II, p. 221) erörtert, dass die Oberflächenspannung und die besonderen Bedingungen, die an der Oberfläche und Grenzfläche bestehen, auch als Reizanstoss wirken und somit den Organismus zu bestimmter Thätigkeit veranlassen können.

Bei den **Plasmodien** von Chondrioderma, Aethalium und anderen Myxomyceten ist leicht zu verfolgen, dass die consistente Hüllschicht (das Ectoplasma) aus dem flüssigen Protoplasma (dem Endoplasma) formirt und in dieses zurückverwandelt werden kann[1]). Da dieses Ectoplasma sogar bis 0,01 mm dick wird, so handelt es sich nicht um das überaus dünne, physikalische Spannungshäutchen, sondern um ein physiologisches Product, das durch die Steigerung der Cohäsion geschaffen wird[2]). Ist diese auch nicht genau bestimmt, so dürfte sie doch die Resistenz einer erstarrten soliden Gelatinemasse erreichen, wie einmal aus der Tragfähigkeit eines Plamodiumstranges[3]) und ferner aus der Widerstandsfähigkeit

1) Näheres bei Pfeffer, Zur Kenntniss der Plasmahaut u. d. Vacuolen 1890, p. 256 ff. Vgl. auch diesen Bd. II, p. 712.

2) Die Bildung des Ectoplasmas muss übrigens durch die periphere Lage veranlasst werden. Das gilt aber ebenso für die Formation der Zellwand wie für die Formation der Plasmahaut u. s. w. (Bd. II, p. 221). Das festere Ectoplasma ist übrigens nicht nur aus der zumeist dünnen Schicht von Hyaloplasma, sondern auch aus der sich anschliessenden Schicht von Körnerplasma gebildet.

3) Da die benutzten Plasmodiumstränge einen Durchmesser von ca. 0,3 mm besassen (Pfeffer, l. c. p. 264), so tritt der Einfluss des oberflächlichen, physikalischen Spannungshäutchens zurück.

gegen die internen Reibungs- und Druckwirkungen zu entnehmen ist. Denn das lebhaft strömende Endoplasma vermag das Ectoplasma auch dann nicht in Bewegung zu setzen oder zu deformiren (auszubauchen), wenn durch das Ectoplasmarohr feste Partikel oder auch grössere Vacuolen (bezw. Oeltropfen) gepresst werden, die durch ihre Formänderung anzeigen, dass ein ziemlich ansehnlicher Druck gegen die ruhende Hüllschicht ausgeübt wird. Ein habituell ähnliches Verhalten beobachtet man übrigens, wenn man durch Wärme verflüssigte (mit Carminkörnchen versetzte) Gelatine durch eine Glascapillare presst, und gleichzeitig durch Abkühlung dieser dafür sorgt, dass sich an der Wandung des Capillarrohres eine erstarrte Gelatineschicht bildet und erhält (Pfeffer, l. c. p. 263). Wie die Dicke dieser erstarrten Gelatineschicht durch die Steigerung oder Verminderung der Abkühlung, so wird die Dicke der Ectoplasmaschicht durch die (autogene oder aitiogene) Thätigkeit und Reactionsfähigkeit des Plasmodiums vermindert oder erhöht.

Bei einer solchen Cohäsion ist nicht daran zu denken, dass die amöboide Expansionsthätigkeit (II, § 136) durch die Modification der Oberflächenspannung betrieben wird. Ohnehin ist mit der Vergrösserung der Oberfläche bei der Expansion auch eine absolute Zunahme des Ectoplasmas, also eine formative physiologische Thätigkeit verknüpft, durch die wohl auch (gleichviel auf welche Weise) die motorische Energie geliefert wird. Ob dann die Contraction durch einen entgegengesetzt gerichteten Gestaltungsprocess oder einfach durch die Verflüssigung des Ectoplasmas und die hierdurch bewirkte Activirung der Oberflächenspannung (bezw. durch Combination beider Factoren) erzielt wird, ist noch nicht entschieden.

Offenbar wird aber allein durch den schon (II, § 136) charakterisirten, antagonistischen Rhythmus von Contraction und Expansion, d. h. durch den hierdurch geschaffenen Druckunterschied, das zähflüssige Endoplasma nach dem jeweils expansionsthätigen Ende getrieben und auf diese Weise in Strömung versetzt (vgl. II, § 138). Damit steht im Einklang, dass beim Durchschneiden eines Plasmodiumstranges nur dann ein kleines Quantum Endoplasma hervorgepresst wird, wenn die Strömung gerade gegen die Schnittfläche gerichtet ist[1]. Auch ist es verständlich, dass, je nachdem bei dem rhythmischen Wechsel die contractorische oder expansorische Thätigkeit früher oder energischer einsetzt, der Beginn der rückführenden Strömung zuerst an dem einen oder dem anderen Ende des Plasmodiumstranges anhebt[2].

Da ähnliche Erfolge, wie öfters betont wurde, auf verschiedene Weise zu Stande kommen können, so ist nicht ausgeschlossen, dass die amöboide Gestaltung bei gewissen anderen Organismen allein mit Hilfe der an der Grenzfläche entwickelten Oberflächenenergie erzielt wird. Die Argumentationen der verschiedenen Autoren[3], die für eine solche Auffassung eintreten, basiren freilich im wesentlichen auf der Annahme, dass das ganze Protoplasma flüssig sei und sich desshalb nur mit Hilfe der Oberflächenenergie amöboid gestalten könne. Thatsächlich ist aber bei

---

1) de Bary, Mycetozoen 1864, p. 48. — In analoger Weise tritt auch Protoplasma aus einer durchschnittenen Internodiumzelle von Chara hervor, wie schon Corti und Meyen (Pflanzenphysiolog. 1838, Bd. 2, p. 218) bemerkten.

2) Vgl. de Bary, l. c. p. 48; Bütschli, l. c. p. 175.

3) Berthold, Protoplasmamechanik 1886, p. 85; Bütschli, Untersuchungen über mikroskopische Schäume 1892, p. 172; Verworn, Die Bewegungen der lebendigen Substanz 1892, p. 36; Rhumbler, Archiv f. Entwickelungsmechanik 1898, Bd. 8, p. 172, Zeitschr. f. allgem. Physiolog. 1902, Bd. 1, p. 279; 1903, Bd. 2, p. 183; P. Jensen, Pflüger's Archiv f. Physiologie 1901, Bd. 87, p. 361 u. s. w.

vielen Amöben die mindestens zeitweilige Existenz einer consistenteren Ectoplasmaschicht nachgewiesen[1]), und bei den langen und zarten Pseudopodien (wie sie bei animalischen Organismen vorkommen) scheint allgemein ein Achsenfaden aus consistenterer Substanz vorhanden zu sein[2]). Dieser könnte also sehr wohl als Stützgerüst dienen, das sich z. B. an der Spitze durch reversibles Erstarren von plasmatischer Substanz fortbaut, die durch das an der Oberfläche strömende Protoplasma (also mit Hilfe der Oberflächenenergie) herbeigeführt wird.

Aus der Gestaltung und der zuweilen ansehnlichen Schnelligkeit der amöboiden Bewegungen, sowie aus der Erfahrung, dass äussere Anstösse eine Contraction (Abrundung etc.) verursachen, lassen sich keine bestimmten Schlüsse ziehen, da diese Erfolge mit und ohne Cohäsionswechsel erreichbar erscheinen. Wohl aber spricht die Erfahrung, dass die Cilien zumeist weder in normalen noch in abnormen Bedingungen eingezogen werden (II, p. 705), dafür, dass sie solidere Differencirungen sind, dass ihr Fortbestehen also nicht von der Erhaltung einer entsprechenden Potentialdifferenz der Oberflächenspannung abhängt. Ferner sind auch die contractilen Myoiden solide Gebilde, die sich im Inneren des Protoplasmas von Vorticella etc. differenciren[3]).

Die Frage, ob die amöboiden Bewegungen durch die an der Oberfläche des Protoplasten entwickelte Oberflächenenergie (Oberflächenspannung) oder durch andere Mittel[4]) erzeugt werden, lässt sich entscheiden, ohne dass im näheren bekannt ist, in welcher Weise die Zunahme der Cohäsion und die hierdurch ermöglichten formativen Actionen zu Stande kommen. Für diese Actionen sind aber theoretisch alle diejenigen Mittel in Betracht zu ziehen, welche, mit oder ohne Wachsthum des Protoplasten, zur Ausführung mechanischer Leistungen benutzt werden (vgl. II, p. 29 u. Kap. XVI). Demgemäss muss man zunächst dahingestellt sein lassen, ob etwa die Ausgestaltungen durch eine localisirte Volumzunahme, durch Aufquellen etc., oder durch Eindrängen und Erstarren von flüssigem Protoplasma, oder durch eine secretorische Thätigkeit (wie sie bei der Formirung von soliden Gallertstielen benutzt wird, II, p. 711), oder durch andere interne Processe erzielt werden. Natürlich kann zu diesen Leistungen auch die im Inneren (an den zahlreichen Grenzflächen) entwickelte Oberflächenenergie benutzt werden, die, wie früher (I, p. 63) bemerkt wurde, im Organismus offenbar eine sehr hervorragende und mannigfache Rolle spielt.

---

1) Vgl. Rhumbler, l. c. 1903, Bd. 2, p. 315; l. c. 1898, p. 195. Rhumbler ist übrigens jetzt der Ansicht, dass die amöboiden Bewegungen nur mit Hilfe der reversibeln Umwandlung in consistenteres Ectoplasma zu Stande kommen. — Dass die Verhältnisse an lebenden Organismen nicht so einfach liegen, geht u. a. aus der Beobachtung F. Blochmann's (Biolog. Centralbl. 1894, Bd. 14, p. 82) hervor, nach welcher bei dem schnellen Fortrücken von Pelomyxa in dem umgebenden Wasser eine Strömung besteht, die derjenigen entgegengesetzt gerichtet ist, welche sich beim Fortrücken eines Oeltropfens gegen Seifenlösung einstellt (II, p. 715). Nach Blochmann beruht dieses darauf, dass an der Oberfläche von Pelomyxa noch eine (specialisirte) Strömung thätig ist.

2) Rhumbler, l. c. 1898, p. 114.

3) Vgl. z. B. Verworn, Allgem. Physiologie 1901, III. Aufl., p. 252.

4) Das ist auch der Fall, wenn die Besonderheiten an der Oberfläche nur als Anstoss wirken, durch den die Cohäsionszunahme oder anderweitige Actionen veranlasst werden. Vgl. Bd. II, p. 221. — Ueber den Einfluss der Oberflächenspannung auf die Bildung von Niederschlägen u. s. w. siehe Quincke, Annal. d. Physik 1902, IV, Bd. 7, p. 631 u. 701.

Mit diesen und anderen Mitteln können zwar formative Actionen bei verschiedener Structur erzielt werden, jedoch erscheint eine Gerüststructur, also auch die Wabenstructur, besonders geeignet, um mit wenig Baumaterial eine consistentere Masse zu schaffen (vgl. I, p. 61). Wenn nun auch durch die Wabenstructur, die allgemein dem Plasma zukommen dürfte[1]), aus rein physikalischen Gründen eine gewisse Steigerung der Cohäsion bewirkt werden muss[2]), so beweist doch das flüssige Protoplasma, dass nicht schlechthin durch die mit dem wabigen Bau verknüpften physikalischen Bedingungen die leichte interne Verschiebbarkeit, d. h. der Charakter des Flüssigen aufgehoben wird. Die Cohäsionszunahme in dem Plasmodium der Myxomyceten u. s. w. wird aber augenscheinlich nicht durch eine Verkleinerung der Waben erzielt[3]), und wird desshalb auf irgend eine Weise durch die Steigerung der Cohäsion in den Wabenwandungen (vielleicht unter Mitwirkung des Inhalts der Waben) verursacht werden müssen. Im näheren wird es sich dann (ebenso wie bei dem Cohäsionswechsel der Gelatine) z. B. darum handeln, ob der Erfolg etwa durch eine chemische oder physikalische Veränderung in der ganzen Wandmasse der Waben oder durch eine Modification der Oberflächenspannung an der Berührungsfläche von Wabenwand und Wabeninhalt bewirkt wird[4]).

Ist aber einmal, gleichviel auf welche Weise (also auch mit oder ohne Wabenstructur), ein genügend fester Aggregatzustand hergestellt, dann können natürlich mit den zur Verfügung stehenden, mechanischen Mitteln alle diejenigen Actionen ausgeführt werden, die einen solchen Aggregatzustand erfordern. So ist es klar, wenn wir an die Waben als nähere Bauelemente anknüpfen, dass eine jede bestimmt gerichtete, active Dimensionsänderung der einzelnen Waben eine entsprechende Formänderung (Contraction oder Expansion) der Plasmamasse bewirkt[5]). Eine solche Action kann dann z. B. wiederum auf einer Ver-

---

1) Vgl. Bd. I, p. 37, und die dort citirte Literatur, sowie ferner z. B. Bütschli, Archiv f. Entwickelungsmechanik 1901, Bd. 11, p. 499; Rhumbler, Zeitschr. f. allgem. Physiolog. 1903, Bd. 2, p. 326. — Unsere Erfahrungen über die Eigenschaften und Thätigkeiten des Protoplasmas sind zwar mit der Wabenstructur völlig verträglich, fordern diese aber nicht unbedingt (vgl. Bd. I, p. 37), und somit sind die von Rhumbler (l. c. p. 327) zusammengestellten Thatsachen an sich kein genügender Beweis für die Wabenstructur. Uebrigens ist auch noch nicht entschieden, ob die Eigenschaften der Colloide, und insbesondere die Aenderung des Aggregatzustandes bei diesen, mit einer Wabenstructur verknüpft, bezw. durch diese bedingt sind. Vgl. z. B. die in diesem Buche Bd. I, p. 61 citirte Lit., sowie S. Posternak, Annal. d. l'Institut Pasteur 1901, Bd. 15, p. 85; W. Pauli, Naturwissenschaftl. Rundschau 1902, Bd. 17, Nr. 25.

2) Lehmann, Molecularphysik 1884, Bd. 1, p. 257; G. Quincke, Annal. d. Physik 1894, Bd. 53, p. 616; 1902, IV, Bd. 17, p. 639.

3) Auch im consistenten Theil des Protoplasmas der Plasmodien von Aethalium sind die Waben verhältnissmässig gross, und, so weit sich beurtheilen lässt, ist daselbst die Wabenwandung ebenso dick wie im flüssigen Theile des Protoplasmas.

4) Uebrigens bewegen sich, wie früher (Bd. I, p. 63) betont wurde, die durch die Oberflächenenergie (einschliesslich der Adsorption) bewirkten Vorgänge auf der Grenze zwischen physikalischen und chemischen Prozessen.

5) Natürlich nehmen die Waben im flüssigen Protoplasma, ebensogut wie in einem Seifenschaum, eine bestimmte Gleichgewichtsform an, ermöglichen aber durch ihre gegenseitige Verschiebung, dass die gesammte Protoplasmamasse den Flüssigkeitsgesetzen folgt.

änderung in der Masse oder an der Grenzfläche der Wabenwandung beruhen. Ausserdem könnte der Wabeninhalt so beschaffen sein, dass er durch eine Modification seines Quellungszustandes oder des osmotischen Druckes eine allgemein oder bestimmt gerichtete Contraction oder Expansion der einzelnen Waben und damit des Protoplasmas bewirkte. Allerdings kann der osmotische Druck nur in Betracht kommen, wenn durch die Semipermeabilität der Wabenwandung die Bedingungen für dessen Herstellung vorhanden sind, wenn sich also die Waben etwa wie kleine Vacuolen verhalten, unter denen die pulsirenden Vacuolen Beispiele für eine schnell verlaufende Contractions- und Expansionsthätigkeit sind[1]). Uebrigens sind z. B. bei den Cynareen die (relativ grossen) Zellen die activen Bauelemente, auf deren Thätigkeit die Contraction und Expansion des Filamentes beruht (II, § 91, 92). Wird in diesem Falle die motorische Energie durch den Turgorwechsel gewonnen, so wurde doch hervorgehoben (II, p. 375), dass die Bewegung auch durch die Spannungsänderung der Wandung (also auch der Wabenwandung) erzielt werden könnte. Es ist also nicht unmöglich, dass z. B. eine gewisse Analogie in der Mechanik der Bewegungsthätigkeit der Cynareenstaubfäden und jener der Cilien besteht, deren Bewegungsmechanismus indess noch nicht aufgehellt ist.

Nachdem man sich in früherer Zeit damit begnügt hatte, die Bewegungsvorgänge einfach als einen Erfolg der dem Protoplasma allgemein zukommenden Contractilität anzusehen[2]), versuchte Hofmeister[3]) die Protoplasmabewegungen (speciell die Plasmaströmungen) durch die Variation der Imbibition und Quellung zu erklären. Eine Aenderung des Quellungszustandes sieht auch Engelmann[4]) als die Ursache der Formänderung der Inotagmen, d. h. der supponirten, winzigen Einheiten (Molecülverbindungen) an, eine Formänderung, auf der im näheren die Contraction und Expansion plasmatischer Gebilde beruhen soll[5]). Die hohe Bedeutung der an der Grenzfläche des Protoplasten entwickelten Oberflächenspannung wurde dann von Berthold und den schon früher (II, p. 718) genannten Autoren hervorgehoben. Einige dieser Forscher lassen aber dahingestellt, ob die Oberflächenenergie alle Bewegungen des Protoplasmas beherrscht, dessen Ausgestaltung, wie wir gesehen haben, offenbar öfters durch andere Mittel, oder in Verbindung mit anderen Mitteln, betrieben wird. Durch die an der Grenzfläche einer grösseren Protoplasmamasse entwickelte Oberflächenenergie, die wir soeben allein im Auge hatten, können natürlich nicht so gewaltige mechanische Leistungen vollbracht werden, wie durch die internen Vorgänge, für welche im Protoplasma sicherlich eine ungeheuer grosse Oberflächenentwickelung zur Verfügung steht[6]).

---

1) Vgl. Bd. II, § 139. Ueber den hohen Centraldruck der Vacuolenhaut bei kleinen Vacuolen, siehe Bd. I, p. 119.

2) Bütschli, Unters. über mikroskopische Schäume 1892, p. 173. An dieser Stelle ist Näheres über die unseren Gegenstand betreffende Literatur zu finden.

3) W. Hofmeister, Flora 1865, p. 7; Pflanzenzelle 1867, p. 63.

4) Engelmann, Handbuch d. Physiologie von Hermann 1879, Bd. 1, p. 374.

5) Uebrigens giebt es verschiedene Quellungsursachen, wenn man sachgemäss »Quellung« als Collectivbezeichnung für die Volumänderungen benutzt, die unter und durch Aufnahme oder Abgabe von Wasser (oder andern Flüssigkeiten) von statten gehen. Vgl. Bd. I, p. 59.

6) Vgl. Bd. I, p. 63. — Es ist also denkbar, dass durch diese interne Oberflächen-

Ob freilich die Variation dieser internen Oberflächenenergie oder andere Factoren die entscheidende Rolle bei der amöboiden Ausgestaltung, sowie bei den Contractionsbewegungen der Cilien oder des Muskels etc. spielen, ist noch unbekannt. Sofern aber erst durch die internen Oberflächenwirkungen der festere Aggregatzustand einer Plasmamasse, eines Muskels etc. erzielt werden sollte, so haben wir mit diesem uns entgegentretenden Aggregatzustand der Masse ebenso als Thatsache zu rechnen, wie dann, wenn die höhere Cohäsion durch andere Mittel hergestellt ist[1]).

Da nicht einmal die Mechanik der Protoplasmabewegungen aufgeklärt ist, so lassen sich auch nicht die näheren und ferneren Vorgänge und Factoren präcisiren, durch welche die mechanische Action vorbereitet und vermittelt wird. Selbst wenn man annimmt, dass in einem gegebenen Falle die amöboiden Bewegungen allein durch die Variation der (peripheren) Oberflächenspannung bewirkt werden, so ist man doch nicht in der Lage zu sagen, ob diese Veränderung der Oberflächenspannung durch die Secretion eines Stoffwechselproductes oder in irgend einer anderen Weise erzielt wird. Die Annahme von Verworn[2]), nach der die Bewegungen dadurch zu Stande kommen sollen, dass die Oberflächenspannung durch die Bindung von freiem Sauerstoff in der (an der Oberfläche liegenden) lebendigen Substanz (in den supponirten Biogenen) vermindert, durch die Abspaltung oder Verwendung des Sauerstoffs aber erhöht wird, ist ebensowenig als eine nothwendige und begründete Hypothese anzusehen, als die bis zu einem gewissen Grade verwandte Ansicht von Jensen[3]), nach der durch die assimilatorische Thätigkeit die Grösse der Molecüle in der Plasmahaut gesteigert und damit die Oberflächenspannung vermindert wird, während durch die Dissimilation (I, p. 271) eine Verkleinerung der Molecüle und dadurch eine Erhöhung der Oberflächenspannung bewirkt werden soll. Die specielle Ansicht von Verworn kann schon desshalb nicht verallgemeinert werden, weil einmal bei gewissen aeroben Organismen die amöboide Thätigkeit und die Protoplasmaströmung nach völliger Entziehung des Sauerstoffs lange fortgesetzt werden, und weil sich bei anaeroben Bacterien die Entwickelung und die Thätigkeit der Cilien ohne die Mitwirkung von freiem Sauerstoff abspielt (vgl. II, § 141). Zudem setzen diese Hypothesen die Alleinherrschaft der (peripheren) Oberflächenenergie voraus und sind somit nicht mehr zulässig, wenn die Ausgestaltungen und Bewegungen ganz oder theilweise durch andere Mittel erzielt werden und erzielt werden müssen. Uebrigens

energie auch die hohen mechanischen Leistungen des Muskels bewirkt werden. Vgl. J. Bernstein, Pflüger's Archiv f. Physiologie 1901, Bd. 85, p. 305.

1) Einer consistenten Plasmamasse können wir also auch dann keinen flüssigen Aggregatzustand zuschreiben, wenn sie real aus an sich flüssiger Plasmamasse formirt ist oder flüssiges Plasma innerhalb der consistenten Hüllschicht enthält. Ebenso kann man nicht mit P. Jensen (Pflüger's Archiv f. Physiol. 1900, Bd. 80, p. 227) dem Muskel die Eigenschaften einer Flüssigkeit zuschreiben, wenn seinem Aufbau auch eine an sich flüssige Masse zu Grunde liegen sollte. Uebrigens ist die Mechanik der Muskelcontraction ebensowenig aufgeklärt wie die Mechanik der Cilien, während z. B. die Mechanik der Contractionsbewegungen bei den Staubfäden der Cynareen u. s. w. auf den Antagonismus der constanten Elasticität der Zellwand und der variabeln Turgorspannung zurückgeführt ist (Bd. II, § 91).

2) M. Verworn, Die Bewegung d. lebendigen Substanz 1892, p. 60; Allgemeine Physiologie 1901, 3. Aufl., p. 595. — Dass der Kern nicht direct für die Bewegungsthätigkeit nöthig ist, ergiebt sich aus den Bd. I, p. 44; Bd. II, p. 705 mitgetheilten Erscheinungen.

3) P. Jensen, Die Protoplasmabewegung 1902, p. 29 (Separat. a. Ergebnisse d. Physiologie, Jahrgang I).

lässt sich die Erfahrung, dass bei äusseren Einwirkungen vielfach die contractorische Thätigkeit in den Vordergrund tritt, nicht als ein Argument für die genannten Hypothesen anführen. Denn ein solcher Erfolg wird immer herauskommen, wenn die Bedingungen für die expansorische Thätigkeit zurücktreten, gleichviel wie diese zu Stande kommt, und ob sie mit oder ohne Cohäsionswechsel ausgeführt wird. Es braucht aber nicht besonders hervorgehoben zu werden, dass die Bewegungsthätigkeit des Protoplasmas, wie alle vitale Thätigkeit, unter allen Umständen (direct oder indirect) von der Stoffwechselthätigkeit abhängt.

§ 138. Protoplasmaströmung.

Bekanntlich befindet sich das Protoplasma in vielen hautumkleideten Zellen in strömender Bewegung, und je nachdem die Strömung im Wandbelag den Zellsaft umkreist oder auch in den den Zellsaft durchsetzenden Strängen und Bändern thätig ist, pflegt man Rotations- und Circulationsbewegung zu unterscheiden. Diese beiden Typen sind indess durch Bindeglieder verknüpft. Denn wenn z. B. das Protoplasma einer Zelle durch Einziehen der Stränge und Bänder auf eine Wandschicht reducirt wird, geht die bisherige Circulationsbewegung nicht selten in eine Rotationsbewegung über[1]). Während bei dieser (Blattzellen von Vallisneria, Internodium von Nitella etc.) gewöhnlich dieselbe Bewegungsrichtung eingehalten wird, tritt bei der typischen Circulationsbewegung (Staubfadenhaare von Tradescantia etc.), analog wie bei den Plasmodien (II, § 136, 137), häufig eine Umwendung der Bewegungsrichtung ein, die sich in Intervallen von 1 Minute oder in einem längeren Rhythmus wiederholt[2]).

Gegenüber flinken Schwärmzellen (II, p. 704) ist die Plasmaströmung immer langsam. Denn im Maximum wurde in dem Plasmodium von Didymium serpula eine Bewegungsschnelligkeit von 10 mm in 1 Min. beobachtet, während für Dermatoplasten (Blattzellen von Vallisneria, Internodium von Nitella) selbst im günstigsten Falle die Stromschnelligkeit gewöhnlich nicht 1,6 mm in 1 Min. überschreitet[3]). Relativ ist das immerhin eine ansehnliche Schnelligkeit, da ein

---

1) Ueber solche Uebergänge infolge von Reizwirkungen vgl. Hauptfleisch, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 24, p. 193.

2) Wir haben keine Veranlassung, Näheres über die Verbreitung und die formale Gestaltung der Plasmaströmungen mitzutheilen, und verweisen auf die Lehrbücher und die bezügliche Literatur, z. B. auf: Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 48; Velten, Bot. Ztg. 1872, p. 672; Wigand, Botanische Hefte 1885, Heft 1, p. 169; Berthold, Protoplasmamechanik 1886, p. 119. — Vgl. auch J. M. Janse, Jahrb. f. wiss. Bot. 1890, Bd. 21, p. 198 (Caulerpa); Ch. Ternetz, Ebenda 1900, Bd. 35, p. 273 (Ascobolus). [A. J. Ewart, On the Physics and Physiology of Protoplasmic Streaming in Plants 1903, erschien nach Abschluss dieses Kapitels und konnte leider nicht mehr benutzt werden. Die vorläufige Mittheilung in Proceedings of the Royal Society 1902, Bd. 69, p. 466—470 ist zu kurz gehalten, um Wesentliches daraus entnehmen zu können.]

3) Siehe die Zusammenstellung bei Hofmeister, l. c. p. 48. Weitere Beispiele in der oben und fernerhin citirten Literatur. J. C. Arthur (Annals of Botany 1897, Bd. 11, p. 493) beobachtete bei Rhizopus nigricans eine Strömungsschnelligkeit von 3,3 mm in 1 Min. — Um Praktikanten eine Vorstellung über die reale Schnelligkeit der

Protoplasmatheilchen die ihm in der Blattzelle von Vallisneria zur Verfügung stehende Bahn 4—6mal in 1 Min. durchläuft, also öfter, als es das beste Rennpferd in der Rennbahn fertig bringt.

Obgleich im Protoplasma niemals vollständige Ruhe herrscht (II, § 133), so giebt es doch zahlreiche Zellen, in denen eine Strömung direct nicht wahrzunehmen und in keiner Weise zu erwecken ist, während bei anderen Zellen durch Verwundung oder andere Reize eine sehr lebhafte Strömung hervorgerufen werden kann (II, § 153). Letzteres ist unter anderm bei den Blättern von Vallisneria der Fall, während z. B. in den Haaren der Blätter von Cucurbita und Urtica, sowie der Staubfäden von Tradescantia u. s. w. die Strömung auch unter normalen Bedingungen zur Ausbildung kommt. Uebrigens pflegt in den Urmeristemzellen die Plasmaströmung zu fehlen, die sich mit der Vergrösserung der Vacuolen einstellt, also in irgend einer Entwickelungsphase ein Maximum erreicht und dann häufig bis zum Lebensende andauert[1]). Die Plasmodien der Myxomyceten beweisen aber, dass eine Strömungsbewegung ohne die Ausbildung einer ansehnlichen Zellsaftvacuole möglich ist. Auch in den mit Plasma erfüllten Urmeristemzellen sind unter Umständen gewisse Strömungsbewegungen zu finden[2]). Die Fäden von Spirogyra zeigen aber, dass bei dem Vorhandensein einer grösseren Zellsaftmasse auch in den embryonalen Zellen eine normale Protoplasmaströmung bestehen kann.

Ist somit eine sichtbare Plasmaströmung nicht generell nothwendig, so dürfte dieselbe doch da, wo sie vorhanden ist, auf einen gewissen Zweck berechnet sein, wenn wir auch nicht wissen, ob dieser in der Beschleunigung des Stofftransportes oder in anderen Functionen zu suchen ist (vgl. I, p. 602). Unmöglich ist es freilich auch nicht, dass die Plasmaströmung unter Umständen nur die unvermeidliche Begleiterscheinung der anderweitigen Thätigkeit ist[3]). In manchen Fällen, wie in dem theilungsthätigen Urmeristem, mag es aber sogar vortheilhaft sein, dass die Plasmaströmung, also eine lebhafte Bewegungsthätigkeit, fehlt, die vielleicht das Zustandekommen von Gruppirungen erschweren würde, welche im Protoplasma für bestimmte Ziele und Zwecke angestrebt und ausgeführt werden. Uebrigens ist schon (II, p. 698) allgemein betont worden, dass zwar die Protoplasmaströmung von der Stoffwechselthätigkeit abhängt, dass aber keineswegs eine besonders lebhafte Stoffwechselthätigkeit eine Protoplasmaströmung zur Folge haben muss, die z. B. durch Chloroform sistirt wird, obgleich die Athmung fortdauert oder sogar zunimmt.

Mit Ausnahme der der Zellhaut anliegenden Hautschicht pflegt das ganze

---

Plasmaströmung zu geben, lasse ich bei schwacher Vergrösserung die Bewegung der Spitze des Minuten- und Secundenzeigers einer Taschenuhr z. B. mit der Plasmaströmung in den Blattzellen von Vallisneria vergleichen, die ungefähr mit der Bewegungsschnelligkeit des Minutenzeigers übereinstimmt.

1) Siehe z. B. Wigand, l. c. p. 186, ferner Nägeli, Beiträge z. wiss. Bot. 1860, Heft 2, p. 61 ff.; Vesque-Püttlingen, Bot. Ztg. 1876, p. 574; A. Braun, Berichte über die Verhandlungen d. Berliner Akademie 1852, p. 214 u. s. w.

2) Vgl. z. B. Bütschli, Archiv f. Entwickelungsmechanik 1900, Bd. 10, p. 52.

3) Augenscheinlich ist das Strömen des Endoplasmas in dem Plasmodium der Myxomyceten nur die Folge der amöboiden Ausgestaltung des Ectoplasmas Bd. II, p. 718.

Cytoplasma der thätigen Zelle zu strömen oder doch zum Strömen befähigt zu sein[1]). Da die Hautschicht auch ruhend bleibt, wenn sie durch Plasmolyse von der Zellwand abgehoben ist[2]), so kann der Mangel des Strömens nicht durch die Anpressung an die Zellhaut, d. h. durch die hierdurch bewirkte mechanische Hemmung, verursacht sein. Die nächstliegende (allerdings nicht erwiesene) Annahme ist die, dass die Ruhe, analog wie bei dem Plasmodium der Myxomyceten (II, p. 717), durch eine gewisse Steigerung der Cohäsion hervorgerufen wird, die aber nicht so weit geht, dass der zähflüssige Zustand aufgehoben wird. Denn ohne eine relative Steigerung der Cohäsion würde die Hautschicht voraussichtlich durch die mechanische Wirkung des vorbeiströmenden Cytoplasmas in eine gleichsinnige Bewegung gesetzt werden. Jedenfalls lehrt die Erfahrung, dass sowohl die innere, den Wandbelag, als auch die die Plasmastränge überziehende Plasmahaut (Vacuolenhaut) mitströmt[3]), dass die Strömung nicht durch die physikalische Oberflächenspannung unmöglich gemacht wird, die an der Grenzfläche von Protoplasma und Zellsaft besteht. Da aber bei vielen Pseudopodien (II, p. 719), voraussichtlich auch bei dem extracellularen Plasma der Diatomeen (II, p. 708), die an das umgebende Wasser grenzende Plasmaschicht mitströmt[4]), so ist es wohl möglich, dass fernerhin Zellen gefunden werden, in denen sich die der Zellhaut angepresste Plasmahaut mitbewegt oder doch strömungsfähig ist.

Ohnehin kann es sich bei der Hautschicht, die aus dem flüssigeren Cytoplasma entsteht und in dieses wieder umgebildet werden kann (I, § 18), immer nur um eine relative Ruhe handeln, und bei mechanischen Deformationen (Plasmolyse etc.), sowie bei der amöboiden Ausgestaltung der Plasmodien etc., werden in der Hautschicht thatsächlich Verschiebungen und Bewegungen ausgeführt. Uebrigens ist die Hautschicht bei Dermatoplasten zumeist sehr dünn und erreicht sogar bei Chara und Nitella, wo ihr die ruhenden Chlorophyllkörner angelagert bezw. eingebettet sind, nur eine geringe Mächtigkeit. Zudem ist die ruhende Hautschicht nur unbestimmt gegen das strömende Cytoplasma abgegrenzt und dürfte (analog wie das Ectoplasma der Plasmodien) zeitweise eine gewisse Veränderung ihrer Dicke erfahren.

Abgesehen von dieser Plasmahaut können sich grössere oder kleinere Massen des übrigen Cytoplasmas vorübergehend oder dauernd in (relativer) Ruhe befinden. Eine transitorische Ruhephase tritt stets bei der rhyth-

---

1) Velten, Flora 1873, p. 97; Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 35, 45 u. s. w.; Pfeffer, Plasmahaut u. Vacuolen 1890, p. 269; Wigand, l. c. p. 194; G. Hörmann, Studien über die Protoplasmaströmung bei d. Characeen 1898, p. 24. A. Hanstein, Botan. Abhandlg. 1880, Bd. 4, Heft 2, p. 15 nimmt, ohne besondere Argumente anzuführen, an, dass der ganze Protoplast, und somit auch die Hautschicht, dauernd in dem Zellwandgehäuse verschoben werde.

2) Aus der Ruhe der der Oberfläche adhärirenden Fremdkörperchen ist sicher zu ersehen, dass die äussere Hautschicht des plasmolysirten Protoplasten sich nicht fortbewegt.

3) Velten, l. c. p. 98; Hofmeister, l. c. p. 43; Berthold, l. c. p. 122; Rhumbler, Zeitschr. f. allgemein. Physiologie 1902, Bd. 1, p. 304. An diesen Stellen ist auch mitgetheilt, dass in dem an das Protoplasma anstossenden Zellsaft eine gleichsinnig gerichtete Strömung stattfindet.

4) Dasselbe ist auch bei Pelomyxa der Fall, vgl. Bd. II, p. 719 Anm.

mischen Umkehrung der Strömungsrichtung ein. Zuweilen sind z. B. in dem Wandbelag nur einzelne Streifen in strömender Bewegung. Wenn aber die Hauptmasse strömt, so ist doch zwischen der aufsteigenden und der absteigenden Partie des Rotationsstromes, analog wie zwischen zwei entgegengesetzt gerichteten Meeresströmungen, eine schmale oder auch eine breitere Ruheschicht vorhanden, die speciell bei Chara und Nitella durch das Fehlen der Chlorophyllkörper markirt wird. In wie weit diese und ähnliche Verhältnisse allein durch die Vertheilung und den Wechsel der motorischen Kräfte und der Widerstände oder auch durch die Mithilfe einer localisirten Cohäsionsveränderung bedingt sind, muss dahin gestellt bleiben. Uebrigens ist es einleuchtend, dass es nur zu unbestimmten, allgemeinen oder localisirten Bewegungen im Protoplasma kommen wird, wenn die motorische Energie ungenügend ist, um eine volle Strömung zu bewirken, oder wenn dieselbe localisirt und wechselnd angreift. In der That sind solche Vorgänge, zu denen auch ein Theil der sog. Glitschbewegungen[1]) gehört, in gewissen Fällen dauernd oder zeitweise (bei Wiederbeginn der Strömung nach Chloroformiren, nach partieller Desorganisation etc.) zu beobachten.

Die directe Beobachtung zeigt aber, dass sich (abgesehen von der Hautschicht etc.) die ganze strömende Plasmamasse in Bewegung befindet[2]), und dass, ebenso wie in einer jeden anderen strömenden Flüssigkeit, auch die inactiven Einschlüsse mit fortgerissen werden. In der That werden nicht nur Krystalle, Stärkekörner, Vacuolen etc., sondern auch öfters die Chlorophyllkörper und der Zellkern passiv mitgeführt. Dieses Schicksal widerfährt aber auch einem jedem selbstbeweglichen Organismus, der sich in strömendem Wasser befindet, und es ist also durchaus nicht ausgeschlossen, dass die mitgerissenen Chlorophyllkörper, Zellkerne etc. diejenigen verhältnissmässig langsamen, anderweitigen Fortbewegungen anstreben, die wir sie thatsächlich da ausführen sehen, wo sie sich in einem nicht strömenden Protoplasma befinden[3]). Jedenfalls treten diese Bestrebungen, sofern sie vorhanden sind, in dem relativ schnell strömenden Protoplasma zurück, in welchem in Folge der herrschenden physikalischen Bedingungen, auch bei den passiven Körpern, die Schnelligkeit und die Form der Bewegung verschiedenartig ausfallen.

Denn wenn z. B. ein an sich bewegungsloses Körperchen einseitig einer ruhenden oder langsamer bewegten Plasmaschicht anliegt, so wird es unter Umständen in drehende Bewegungen versetzt und zudem langsamer fortbewegt, als ein Körper, der sich allseitig in dem schnell strömenden Plasma befindet[4]). Ferner werden

---

1) Vgl. Nägeli, Pflanzenphysiol. Untersuchung. 1855, Heft 1, p. 49; Beiträge z. wissenschaftl. Botan. 1860, Heft 2, p. 10, 84; Velten, Bot. Ztg. 1872, p. 651; ferner Wigand, Botanische Hefte 1885, Heft 1, p. 180, der von Disgressionsbewegungen redet. Zum Theil sind solche Bewegungen auf das Hin- und Herbewegen einzelner Körnchen im Plasma beschränkt.

2) Es existirt also nicht etwa ein festeres Gerüstwerk, zwischen dem sich das flüssigere Plasma strömend bewegt. Dass der Wabenbau die Zähflüssigkeit nicht verhindert, ist schon Bd. II, p. 720 erwähnt, und ist auch aus den gegenseitigen Verschiebungen während des Strömens zu ersehen.

3) Vgl. Bd. II, § 139, sowie Bütschli, l. c. p. 205, u. die bei diesem citirte Literatur

4) Göppert u. Cohn, Bot. Ztg. 1849, p. 698; Nägeli, Beitr. z. wiss. Bot. 1860, Heft 2, p. 66; Velten, Activ oder passiv? Oesterr. Botan. Zeitschrift 1876, Nr. 3; Berthold,

z. B. durch das Anhäufen von Stärkekörnern, Chlorophyllkörnern etc. nicht selten Hemmungen hervorgerufen, die zuweilen zur Folge haben, dass das übrige Plasma um diese locale Stauung, wie um eine Insel, herumfliesst, bis dann endlich das Hinderniss fortgerissen wird[1]. Auf diese, aber auch auf andere Weise, werden Umrissänderungen des Protoplasmas gegen den Zellsaft hin erzielt, die zuweilen eine lebhafte amöboide Ausgestaltung bewirken.

Mechanik und Historisches. Die Mechanik der Protoplasmaströmung ist noch nicht aufgeklärt, und bis dahin ist nicht einmal festgestellt, ob die Betriebsenergie an der Berührungsfläche von Zellsaft und Protoplasma oder im Inneren des Protoplasmas erzeugt wird. Ein bestimmter Schluss ist auch nicht aus der Thatsache abzuleiten, dass die Vacuolenhaut mitströmt (II, p. 725), und dass sich der Zellsaft (wie die darin schwebenden Partikel erkennen lassen) in gleichsinniger Bewegung befindet[2]. Da ferner die Strömung nicht nur von der Intensität und der Angriffsweise der Betriebsenergie, sondern auch von der Cohäsion, überhaupt von den Widerständen u. s. w. abhängt, so können verschiedene Ursachen eine Störung hervorrufen und bewirken, dass im allgemeinen die Bewegungsschnelligkeit im Protoplasma von dem Zellsaft gegen die Zellwand hin abnimmt[3].

Wenn man nun auch geneigt sein wird, mit Berthold und den schon früher genannten Autoren[4], die Ursache der Protoplasmaströmung in der regulatorisch gelenkten Veränderung der Oberflächenspannung, bezw. der Ausbreitungsbewegungen an der Grenzfläche von Protoplasma and Zellsaft, zu suchen, so ist doch zuzugeben, dass ein entscheidender Beweis für diese Ansicht nicht erbracht ist. Denn die Experimente mit Oelseifen u. s. w. (II, p. 715) zeigen nur, dass auf die angedeutete Weise in dem zähflüssigen Protoplasma eine Strömung zu Stande kommen kann, wenn die physikalischen Bedingungen für diese Bewegung z. B. dadurch geschaffen werden, dass das Protoplasma in bestimmter und veränderlicher Weise Stoffe durch die Vacuolenhaut ausscheidet,

---

l. c. p. 118, 150; Wigand, l. c. p. 195; Hörmann, l. c. p. 24. — Eine gewisse Senkung der Einschlüsse kann auch durch das Eigengewicht, also durch die Schwerkraft, veranlasst werden. Vgl. II, § 147.

1) Meyen, Pflanzenphysiologie 1838, Bd. 2, p. 220; Nägeli, l. c. p. 62; Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 44; Rhumbler, Zeitschr. f. allgemeine Physiolog. 1902, Bd. 1, p. 321. — Ueber die mechanische Wirkung der Protoplasmaströme vgl. Pfeffer, Osmotische Untersuchungen 1877, p. 172.

2) Vgl. Bd. II, p. 725 Anm., sowie II, p. 715 Anm. in Bezug auf die Bewegungen in Oelseifen. Eine entgegengesetzt gerichtete Strömung würde entstehen, wenn die Fortbewegung (wie beim Rudern etc.) durch die Wirkung einer Bewegung gegen das Wasser erzielt würde. [Vgl. auch Ewart, l. c. 1903, p. 101.]

3) Wigand, l. c. p. 196; Berthold, l. c. p. 123.

4) Vgl. Bd. II, p. 715 Anm. Siehe besonders Berthold, l. c. p. 115, und Bütschli, l. c. p. 210, sowie Pfeffer, Plasmahaut und Vacuolen 1890, p. 277. An der zuletzt genannten Stelle ist auch hervorgehoben, dass die spezielle Auffassung Quincke's, welcher zudem die motorisch wirksame Oberflächenspannung an die ruhende, äussere Grenzschicht des Protoplasmas verlegt, nicht richtig sein kann. Ebenso ist darauf hingewiesen, dass die hemmenden Einflüsse von Chloroform, Ammoniak etc. einer kritischen Forschung vielleicht Handhaben zur Aufklärung der maassgebenden Vorgänge bieten werden.

oder wenn auf andere Weise die Oberflächenspannung rhythmisch fortschreitend verändert wird[1]).

Sofern durch die Oberflächenspannung, oder auf irgend eine andere Weise, localisirte und fortschreitende Contractionen und Expansionen (und hierdurch eine Abnahme und Zunahme der Dicke des Wandbelags etc.) derart erzielt werden, dass fortschreitende Contractionswellen über den Protoplasmakörper (die Vacuolenhaut) verlaufen, könnte auch auf diese Weise eine Strömung entstehen[2]). Da man aber eine solche contractorische Thätigkeit nicht beobachtet, da sich vielmehr in manchen Fällen die Umrisse des strömenden Protoplasmas (gegen den Zellsaft) nicht wesentlich ändern, so ist, wie von de Bary u. A.[3]) hervorgehoben wurde, die soeben angedeutete Auffassung nicht gerechtfertigt, die von Corti[4]) (1774), sowie von Heidenhain[5]), Kühne[6]) u. A. vertreten wurde.

Es ist durchaus nicht nöthig, dass die Plasmaströmung in den Dermatoplasten in analoger Weise wie bei den gymnoplasten Plasmodien etc., also durch eine Contractionsthätigkeit der peripheren Schicht, zu Stande kommt (II, p. 718). In beiden Fällen werden aber offenbar andere Mittel angewandt, als bei den Hyphen von Ascobolus carneus, in welchen (wie vielleicht in manchen anderen Fällen) nach Ch. Ternetz[7]) die lebhafte, hin- und hergehende Plasmaströmung dadurch erzielt wird, dass das Protoplasma durch die antagonistische Vergrösserung und Verkleinerung der Vacuolen abwechselnd in acropetaler und basipetaler Richtung fortgetrieben wird.

Es ist nicht geboten, die verschiedenen Bedingungen und Modalitäten darzulegen, unter denen auch durch die Thätigkeiten und Veränderungen im Inneren des Protoplasmas eine Strömung verursacht werden könnte[8]). Ich beschränke mich hier mit dem Hinweis auf die Theorien von Engelmann[9]) und Hofmeister[10]), von denen der erstere die Protoplasmaströmung in einer nicht näher zu erörternden Weise durch die schon (II, p. 721) erwähnten Dimensionsänderungen der Inotagmen zu Stande kommen lässt. Hofmeister nimmt dagegen an, dass in dem Protoplasma durch die rhythmische, in bestimmter Richtung fortschreitende Abnahme und Zunahme der Imbibition eine Wasserströmung und durch die mechanische Wirkung dieser die Strömung des Protoplasmas hervorgerufen wird. Die Annahme von Brücke[11]) und Heidenhain[12]), nach der die Contractionsthätigkeit eines internen, fibrillären Gerüstes die motorische Energie liefert, durch

---

1) Da es sich hierbei um die Bewegung von flüssigem Protoplasma handelt, so st nur ein geringer Energieaufwand nöthig. Vgl. II, p. 715. [Ewart, l. c. 1903.]

2) Ebenso wird man eine Rotationsströmung erhalten, wenn man an einem ringförmigen, mit Wasser gefüllten Kautschukschlauch eine fortschreitende Contractionswelle dadurch erzeugt, dass man den angepressten Finger im Kreise herumführt.

3) A. de Bary, Flora 1862, p. 250; M. Schultze, Das Protoplasma d. Rhizopoden u. der Pflanzenzellen 1863, p. 40; Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 389 u. s. w.

4) Citirt bei Göppert u. Cohn, Bot. Ztg. 1849, p. 666.

5) Heidenhain, Studien d. physiolog. Instituts in Breslau 1863, II, p. 60.

6) Kühne, Untersuch. über d. Protoplasma 1864, p. 73, 91.

7) Ch. Ternetz, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 273.

8) Literatur bei Bütschli, Untersuch. über mikroskopische Schäume 1892 p. 173.

9) Vgl. Bd. II, p. 721.

10) Vgl. Bd. II, p. 721.

11) Brücke, Sitzungsb. d. Wiener Akadem. 1862, Bd. 46, Abth. 2, p. 36.

12) M. Heidenhain, Einiges über die sog. Protoplasmaströmungen 1897 (Separat. a. Sitzungsb. d. physik.-medic. Gesellsch. zu Würzburg).

welche die flüssige, plasmatische Zwischenmasse in Bewegung gesetzt wird, ist mit der Thatsache nicht vereinbar, dass die Gesammtmasse des Protoplasmas in Strömung gefunden wird (II, p. 726).

Mit Uebergehung anderer Ansichten von nur historischem Werthe sei noch erwähnt, dass Amici[1]) sowie Velten[2]) die Ursache der Plasmaströmung in electrischen Wirkungen suchten. Die Unrichtigkeit dieser Auffassung ergiebt sich, abgesehen von anderen Gründen, daraus, dass die Plasmaströmung durch die Einwirkung eines starken Magneten nicht beeinflusst wird[3]).

Beeinflussung durch die Zellgestalt und den Gewebeverband. Das Zustandekommen und die Richtung der Bewegung hängt stets von verschiedenen Factoren ab (II, p. 726). Es ist desshalb z. B. fraglich, ob es schon durch die Richtung der motorischen Thätigkeit oder erst durch den directen Einfluss der Gestalt der Zelle bewirkt wird, dass sich der typische Rotationsstrom in cylindrischen Zellen gewöhnlich parallel zur Längsachse der Zelle[4]) orientirt, d. h. so, dass er nach Velten[5]) denjenigen Weg benutzt, welcher den geringsten Widerstand bietet. Uebrigens giebt es Abweichungen von dieser Regel. Auch ist z. B. noch nicht aufgeklärt, warum bei Chara der Rotationsstrom eine schraubige Bahn beschreibt, und in wie weit die entsprechende Anordnung der Chlorophyllkörper durch diese Bewegung bedingt ist oder auf diese zurückwirkt[6]).

In einem Gewebeverband kommen einmal die hierdurch bedingte Ausgestaltung der Zellen und ausserdem die wechselseitigen Beeinflussungen in Betracht (II, § 45). Diese werden in sehr auffälliger Weise u. a. dadurch bemerklich, dass sich von einer Wundstelle aus die Erweckung bezw. Beschleunigung der Plasmaströmung öfters bis in fernliegende Zellen ausbreitet (II, § 153). Offenbar kann auch die bestimmte Orientirung der Protoplasmaströme in den miteinander verketteten Zellen (z. B. in den Internodial-, Berindungszellen etc. von Chara)[7]) durch die correlativen Beziehungen regulirt werden. Eine solche Beziehung tritt indess in vielen Fällen nicht hervor, und oft scheint sich die Richtung der Rotationsströmung in der oben angegebenen Weise auch dann der Form der Zelle anzupassen, wenn dadurch in den aneinanderstossenden Zellen eine verschiedenartige Orientirung der Ströme herbeigeführt wird.

Dass die Protoplasmaströmung zunächst auch in kernlosen Protoplasmamassen von statten geht, wurde bereits Bd. I, p. 44 mitgetheilt.

---

1) Siehe Göppert u. Cohn, Bot. Zeitung 1849, p. 666.

2) Velten, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1875, Bd. 73, Abth. 1, p. 343.

3) Becquerel, Compt. rend. 1837, Bd. 5, p. 784; Dutrochet, Compt. rend. 1846, Bd. 22, p. 619; Reinke, Pflüger's Archiv f. Physiolog. 1882, Bd. 27, p. 140.

4) Nägeli, Beiträge zur wissenschaftl. Botanik 1860, Heft 2, p. 62. Einige Beobachtungen auch bei A. Braun, Berichte über d. Verhandlg. d. Berliner Akademie 1852, p. 214; Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 36.

5) Velten, Flora 1873, p. 86; Berthold, l. c. p. 120.

6) Nach A. Braun (l. c. p. 225) stellt sich die schraubige Bewegung erst mit der Torsion des Internodiums ein. Siehe auch Berthold, l. c. p. 121; Hörmann, Studien ü. d. Protoplasmaströmung b. d. Characeen 1898, p. 16. Nach Rhumbler, Zeitschrift f. allgem. Physiologie 1902, Bd. 1, p. 300, wird die Lage der Chlorophyllkörper bei Chara durch die Stromrichtung bedingt. — Einige weitere Beispiele für eine ausnahmsweise schraubige Strombahn z. B. bei Meyen, Pflanzenphysiol. 1838, Bd. 2, p. 236; Velten l. c. p. 85.

7) A. Braun, l. c. p. 231. — Für andere Pflanzen vgl. auch Hofmeister, l. c. p. 40; Berthold, l. c. p. 121.

§ 139. Pulsirende Vacuolen.

Die Vacuolen, die im Dienste des Protoplasmas zu verschiedenen Zwecken formirt werden, sind in dem lebensthätigen Organismus differenten und auch formativen Veränderungen unterworfen, die sich in Volum- und Gestaltsänderungen, in Verschmelzungen, im Entstehen und Vergehen kund geben (I, p. 35, 40, 116). Sofern sich aber Verschwinden (bezw. Verkleinern) und Wiedererscheinen (bezw. Vergrössern) in einem gewissen Rhythmus wiederholen, so sprechen wir von pulsirenden oder contractilen Vacuolen. Diese sind besonders schön und mannigfaltig bei Infusorien[1]) und vielen Protozoen ausgebildet, finden sich indess auch bei verschiedenen Thallophyten, so z. B. bei den meisten Volvocineen und Flagellaten[2]), bei einigen Palmellaceen[3]), bei den Schwärmsporen von Stigeoclonium, Chaetophora[4]), Ulothrix[5]), Microspora[6]) und manchen anderen Algen, bei den Schwärmsporen von Saprolegnia[7]), Cystopus[8]) und bei den Schwärmern und Plasmodien der Myxomyceten[9]).

Bei den höheren Pflanzen sind bis dahin keine typischen pulsirenden Vacuolen nachgewiesen, die indess mit anderen Vacuolen durch Bindeglieder verknüpft sind. Denn alle Vacuolen werden in derselben Weise in dem Protoplasma gebildet, und ferner giebt es alle Uebergänge zwischen Vacuolen, deren Volumen sich ansehnlich oder nicht merklich ändert[10]). So lässt sich in manchen Vacuolen die Pulsation durch äussere Eingriffe beliebig reduciren und sistiren, während andererseits wohl eine jede Vacuole gewisse Volumschwankungen erfährt oder doch erfahren kann[11]). Thatsächlich führen die Vacuolen (der Zellsaft) periodische Volumschwankungen aus, wenn sich die Concentration (die osmotische Wirkung) des umgebenden Wassers rhythmisch ändert, und es

---

1) Bütschli, Protozoen 1880—88, p. 1411.

2) Bütschli, l. c. p. 708; O. Hertwig, Zelle u. Gewebe 1893, p. 69 u. die an dieser Stelle citirte Lit.; Cohn, Beitr. z. Biolog. d. Pflanzen 1877, Bd. 2, p. 117; Klebs, Unters. a. d. botan. Institut z. Tübingen 1883, Bd. 1, p. 246; G. Senn, in Engler's Natürl. Pflanzenfamilien 1900, Th. I, Abth. 1, p. 101 u. s. w.

3) Cienkowski, Bot. Ztg. 1865, p. 22; 1876, p. 70.

4) Cienkowski, Bot. Ztg. 1876, p. 70.

5) Strasburger, Zellbildung u. Zelltheilung 1875, p. 157; Dodel, Bot. Ztg. 1876, p. 183.

6) E. Maupas, Compt. rend. 1876, Bd. 82, p. 1451. — Weitere Angaben über Algen bei Falkenberg in Schenk's Handbuch d. Botanik 1882, Bd. 2, p. 194. Vgl. ferner Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 12; Woronin, Bot. Ztg. 1880, p. 628 (Chromophyton) etc.

7) Rothert, Cohn's Beitr. z. Biolog. 1892, Bd. 5, p. 323.

8) de Bary, Bericht. d. naturf. Gesellsch. z. Freiburg 1860, p. 8.

9) de Bary, Mycetozoen 1864, p. 41, 81; Cienkowski, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 329; Pfeffer, Zur Kenntniss d. Plasmahaut u. d. Vacuolen 1890, p. 192, 219, 336. — Ueber Amöben siehe Bütschli, l. c. p. 105; Rhumbler, Archiv f. Entwickelungsmechanik 1878, Bd. 7, p. 256.

10) Bd. I, p. 40; Pfeffer, l. c.; Bütschli, l. c. p. 1412, 1435; Rhumbler, l. c.

11) Ueber Formänderung der Vacuolen durch die mechanische Wirkung der Plasmaströmung, die Unterbringung in eine dünne Plasmaschicht etc. siehe Pfeffer, l. c. p. 257.

ist nicht zu bezweifeln, dass mit den mannigfachen periodischen Processen vielfach auch eine gewisse rhythmische Veränderung der Vacuolen verbunden ist[1]). Das ist z. B. bei Closterium und einigen anderen Desmidiaceen der Fall, bei welchen sich in der Nähe der beiden Pole je eine Vacuole befindet, die sich jedesmal verkleinert, wenn die Protoplasmaströmung gegen sie (gegen das bezügliche Zellende) gerichtet ist, bei der umgekehrten Bewegung des Protoplasmas aber wiederum an Volumen zunimmt[2]). Ferner wurde schon (II, p. 728) berichtet, dass in den Hyphen von Ascobolus, und voraussichtlich in verschiedenen anderen Fällen, eine causale Beziehung zwischen Protoplasmaströmung und Volumänderung der Vacuolen besteht. Weiter ist z. B. mit den periodischen Bewegungen der Blätter und Blättchen von Desmodium, Trifolium etc. eine rhythmische Vergrösserung und Verkleinerung der Zellen, also auch des Zellsaftes (der Vacuolen) verknüpft (II, § 82). Eine solche Volumschwankung tritt ebenfalls in den Staubfäden der Cynareen und in den Gelenken von Mimosa pudica bei einer jeden Reizbewegung ein, bei der eine ansehnliche Menge Wasser aus der Zelle hervorgepresst wird (II, § 91).

Es sei hier nur kurz erwähnt, dass die stets kleinen, pulsirenden Vacuolen bei den oben genannten vegetabilischen Organismen, mit Ausnahme der Plasmodien, nur in geringer Zahl (1—3) vorhanden sind und sich während ihrer Thätigkeit zumeist an einer bestimmten Stelle halten[3]). Dagegen besitzt das Plasmodium der Myxomyceten zahlreiche pulsirende Vacuolen, die sich nicht nur in dem relativ ruhenden Ectoplasma, sondern auch in dem strömenden Endoplasma befinden. In allen bekannten Fällen stimmen die pulsirenden Vacuolen darin überein, dass das Zusammenfallen, die Systole, sehr schnell, die Regeneration, die Diastole, viel langsamer von statten geht[4]). In der Systole fällt die Vacuole gewöhnlich plötzlich zusammen, nimmt dann, nach dem Wiedererscheinen an derselben oder an einer andern Stelle, zunächst schnell, dann langsamer zu, um nach Erreichung einer gewissen Grösse[5]) abermals mit einem Rucke zu verschwinden. Bei grösseren Vacuolen oder bei langsamerer Thätigkeit lässt sich indess beobachten, dass bei der Systole das Volumen zwar schnell, aber doch allmählich und bei den nicht gänzlich schwindenden Vacuolen nur bis zu einem gewissen Grade abnimmt.

Die Pulsationsfrequenz ist natürlich von den Aussenbedingungen abhängig

---

1) Ueber das osmotische System und Gleichgewicht in der Zelle vgl. Bd. I, § 24.

2) de Bary, Untersuch. ü. d. Familie d. Conjugaten; Schumann, Flora 1875, p. 66; A. Fischer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1884, Bd. 14, p. 142.

3) Näheres in der citirten Lit. Aus der Zusammenstellung bei Bütschli (l. c. p. 708) ist z. B. zu ersehen, dass die meisten Volvocineen 2, Volvox aber nur 1, Chlorogonium dagegen zahlreiche Vacuolen enthalten. Aehnliche Differenzen finden sich auch bei Infusorien etc. Nach Massart (Bullet. d. l'Academie royale de Belgique 1901, p. 100) hat eine Erwärmung von Paramaecium aurelia auf 30—35° C. die Bildung einer grösseren Zahl von Vacuolen zur Folge. Auch bei den Plasmodien ist die Zahl der pulsirenden Vacuolen Schwankungen unterworfen, während dieselbe constant zu bleiben pflegt, wenn nur 1 oder 2 Vacuolen vorhanden sind.

4) Auch bei den aitiogenen Reizbewegungen pflegt die Rückregulation langsamer von statten zu gehen, als die Reizreaction (II, p. 366).

5) Die Vacuolen in dem Plasmodium von Aethalium septicum und Chondrioderma haben dann einen Durchmesser von 0,004—0,01 mm. Pfeffer, l. c. p. 192.

und erreicht z. B. mit einer gewissen, optimalen Temperatur ein Maximum. Unter günstigen Aussenbedingungen wurde z. B. das Zeitintervall zwischen zwei Entleerungen bei den Zoosporen von Ulothrix zu 12—15 Sec.[1]), bei Gonium zu 26—60 Sec.[2]) gefunden. Aehnlich dürften sich die Mehrzahl der typischen Pulsationsvacuolen verhalten. Diese führen aber in dem Plasmodium von Aethalium und Chondrioderma gewöhnlich erst in 60—90 Sec.[3]) einen Rhythmus aus, und in diesen Plasmodien arbeiten die sich nicht ganz entleerenden Vacuolen oft viel langsamer[4]). Da zudem für ein Infusorium (Spirostomum teres) die Pulsationsfrequenz zu 30—40 Min. angegeben wird[5]), so dürfte es wohl auch bei den vegetabilischen Organismen Vacuolen geben, deren Rhythmus so langsam ist, dass die periodische Pulsation bisher übersehen wurde.

Von der Regel, dass bei Gleichheit der Aussenbedingungen annähernd dieselbe Pulsationsfrequenz eingehalten wird (vgl. die citirte Literatur), giebt es begreiflicherweise Ausnahmen[6]). So fielen die Zeitintervalle, die Cienkowski[7]) bei gewissen Palmellaceen beobachtete, sehr ungleich aus, und diejenigen Vacuolen der Plasmodien, die bei der Contraction nicht ganz verschwinden, pflegen sehr unregelmässig zu arbeiten[8]). In den Plasmodien findet man die benachbarten Vacuolen in den verschiedensten Phasen der Systole und der Diastole. Besitzt aber eine Zelle nur zwei Vacuolen, so scheinen die Pulsationen der Regel nach zu alterniren, so dass die eine Vacuole in der Wiederbildung oder Vergrösserung begriffen ist, während die andere zusammensinkt[9]). Jedoch wurde mehrfach, so z. B. von Cienkowski bei gewissen Palmellaceen, die gleichzeitige Contraction beider Vacuolen beobachtet.

Nach den Erfahrungen über animalische und vegetabilische Wesen wird bei dem Zusammenfallen einer pulsirenden Vacuole die Inhaltsflüssigkeit entweder nach aussen (in das umgebende Wasser) entleert oder von dem Protoplasma aufgenommen. Ersteres scheint bei den Infusorien die Regel zu sein[10]), bei denen besondere Ausführungsgänge differencirt sind, die bei vielen animalischen Organismen und, wenn wir von den Flagellaten absehen, bei denjenigen Organismen zu fehlen scheinen, die man zu dem Pflanzenreich zu rechnen pflegt. An die Existenz von besonderen Ausführungsgängen oder Ausführungsstellen ist indess die Entleerung nach Aussen nicht gebunden. Dieses zeigen z. B. gewisse Amöben, bei denen das Zusammenfallen und die Entleerung einfach dadurch erfolgen, dass die Plasma-

---

1) Strasburger, sowie Dodel, l. c.

2) Cohn, Nova Acta Academ. Caesar. Leopold, 1854, Bd. 24, 1, p. 196. Weitere Angaben bei Bütschli, l. c. p. 714 und in der übrigen citirten Literatur. Bei Bütschli (l. c. p. 1453) finden sich auch Zusammenstellungen über die Pulsationsfrequenz bei Infusorien.

3) Cienkowski, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 329.

4) Pfeffer, Zur Kenntniss d. Plasmahaut u. d. Vacuolen 1890, p. 192.

5) Bütschli, l. c. p. 1454.

6) Ueber den Rhythmus bei der Zuwachsbewegung und bei Krümmungsbewegungen vgl. II, § 5, 79, 80 etc.

7) Cienkowski, Bot. Ztg. 1865, p. 22.

8) In den einzelnen Zellen der Colonie von Gonium etc. wird zuweilen annährend derselbe Rhythmus eingehalten.

9) Siehe Bütschli, l. c. p. 713 u. die dort citirte Literatur.

10) Vgl. Bütschli, sowie O. Hertwig, l. c.

schicht, welche die peripherisch liegende Vacuole von dem umgebenden Wasser trennt, einreisst, nachdem sie durch die Vergrösserung oder durch das Hinausdrängen der Vacuole in genügendem Maasse verdünnt worden ist[1]. Auf diese Weise werden augenscheinlich auch bei den Myxomyceten eine Anzahl der pulsirenden, aber auch der nicht pulsirenden Vacuolen entleert, die an die Peripherie des Plasmodiums zu liegen kommen[2]. Dagegen ist bei den im Inneren des Plasmodiums befindlichen Vacuolen (II, p. 731) nur eine Entleerung in das umgebende Protoplasma möglich. Letzteres gilt für alle Fälle, in denen die Vacuole nicht an die Peripherie des Protoplasmas und auch nicht an einen von der Peripherie sich in das Innere erstreckenden (bezw. sich bildenden) Ausführungsgang stösst. Es kann sich also im näheren nur darum handeln, ob die ausgestossene Vacuolenflüssigkeit im Protoplasma verbleibt (imbibirt wird etc.) oder durch Vermittelung desselben nach aussen gelangt. In diesem Falle wird dann eine entsprechende Volumabnahme des (gesammten) Protoplasten eintreten[3].

Die Entleerung durch die erwähnte physikalische Zerreissung der Vacuolenhaut ist aber ausgeschlossen, wenn die Vacuole allseitig und dauernd mit einer ansehnlichen Plasmaschicht umgeben ist, da diese, sowie die zu ihr gehörige Vacuolenhaut, eine durchaus plastische (zähflüssige) Masse ist. Unter diesen Umständen wird es sich also bei der Systole um eine Druckfiltration handeln, durch die in der That, bei Herstellung der entsprechenden Bedingungen, sehr schnell eine partielle oder totale Entleerung der Vacuole möglich ist.

Zur Beurtheilung aller dieser Verhältnisse ist zu beachten, dass in einer jeden Vacuole ein Antagonismus zwischen dem für die Existenz unerlässlichen osmotischen Druck in der Vacuolenflüssigkeit und dem von der Vacuolenhaut ausgehenden Centraldruck besteht, dass somit eine Volumänderung der Vacuole erfolgt, sobald das Verhältniss dieser antagonistischen Factoren modificirt wird (I, § 24). Demgemäss gelten auch für die Volumschwankungen der Vacuolen die allgemeinen Erörterungen in Bd. II, p. 374, wenn man dort an Stelle der elastisch gespannten Zellhaut die gespannte Vacuolenhaut setzt und dabei bedenkt, dass der Centraldruck mit der Verkleinerung dauernd zunimmt und sehr erhebliche Werthe erreicht[4], während der von der Zellhaut ausgeübte Druck mit der Volumverminderung der Zelle abnimmt.

Da durch die von der Vacuolenhaut (bezw. vom Protoplasma) ausgehende Druckwirkung nur eine mässige Volumverminderung erreichbar ist, so muss eine ansehnliche Verkleinerung oder das gänzliche Schwinden einer nicht einreissenden Vacuole auf einer Verminderung (bezw. auf der Aufhebung) der osmotischen Wirkung in der Vacuole beruhen. Eine solche Aufhebung wird immer erzielt, wenn die Gesammtheit der in der Vacuole gelösten Stoffe in das umgebende Protoplasma übertritt, wenn also auf irgend eine Weise die Exosmose dieser Stoffe eingeleitet wird[5]. Bei der verhältnissmässig sehr

---

1) Siehe Rhumbler, Archiv f. Entwickelungsmechanik 1898, Bd. 7, p. 257.

2) Vgl. Pfeffer, Aufnahme u. Ausgabe ungelöster Körper 1890, p. 159. — In analoger Weise vereinigt sich auch eine kleine Vacuole mit einer anderen oder mit der grossen Zellsaftvacuole.

3) Dass bei der Pulsation die Flüssigkeit der einen Vacuole nicht einfach in eine andere Vacuole getrieben wird, beweisen z. B. auch diejenigen Organismen, bei welchen nur eine Vacuole vorhanden ist oder die Systole der beiden Vacuolen gleichzeitig eintritt.

4) Dieses Buch, Bd. I, p. 119 u. Pfeffer, Plasmahaut u. Vacuolen 1890, p. 298.

5) Aus Bd. I, § 16—18, sowie § 22—23 ist zu ersehen, dass eine solche Exosmose ebensogut durch eine Modification der Vacuolenhaut, wie durch eine einfache Spaltung oder tiefere Zertrümmerung der gelösten Stoffe erzielt werden kann. Eine Modification der

grossen Oberfläche der kleinen Vacuole genügt schon eine mässige Diosmir- und Filtrationsfähigkeit, um die gelösten Stoffe und das Wasser so schnell aus der Vacuole zu befördern, wie es zur Erzielung des plötzlichen Zusammensinkens der Vacuole nothwendig ist[1]). Sofern dann das umgebende Plasma das hervorgetriebene Wasser nicht sogleich zu imbibiren vermag, so ist das transitorische Auftreten von Wassertröpfchen zu erwarten. Eine solche Erscheinung, die den Eindruck des Zerstäubens der Vacuole machen kann[2]), ist also sehr wohl mit der soeben besprochenen Entleerungsmechanik vereinbar.

So lange osmotisch wirkende Stoffe in der Vacuole vorhanden sind, ist ein völliges Schwinden der Vacuole durch die in Betracht kommende äussere Druckwirkung ausgeschlossen, da mit der Verminderung des Volumens die Concentration und damit die osmotische Leistung der Vacuolenflüssigkeit steigen. Desshalb kann allein durch die von der Plasmahaut ausgehenden Druckwirkungen und Druckveränderungen nur eine mässige Volumänderung der Vacuole bewirkt werden[3]). Dasselbe gilt auch für das übrige Protoplasma. Zudem beweisen die Erfahrungen, dass nahe benachbarte Vacuolen einen zeitlich verschiedenen Rhythmus einhalten, und dass die Pulsation der isolirten Vacuole noch einige Zeit fortgesetzt wird (II, p. 736), dass die Systole und Diastole nicht durch eine generelle und locale Druckschwankung im Protoplasten hervorgerufen werden. Aus diesen Erfahrungen und anderweitigen Erwägungen folgt zugleich, dass die Pulsation nicht auf der Vermehrung und Verminderung osmotisch wirksamer Stoffe in dem Cytoplasma beruhen kann.

Auch bei den pulsirenden Vacuolen muss nicht in allen Fällen dieselbe Mechanik[4]) obwalten, und vielleicht kann, analog wie bei den Plasmodien, schon durch die Lage der Vacuole (oder durch andere Bedingungen) verursacht werden, dass die Entleerung der Vacuole durch Zerreissung oder ohne Zerreissung der Vacuolenhaut (kurz gesagt durch Filtration) stattfindet[5]). Letzteres ist immer anzunehmen, wenn bei der Systole nur eine Verkleinerung eintritt, da ein Einreissen der Vacuolenhaut, bei der Spannung dieser, voraussichtlich eine völlige Entleerung verursachen würde. Wenn aber, wie es scheint, die pulsirenden Vacuolen bei den meisten Organismen unter bestimmten Bedingungen nur partiell entleert werden[6]), so ist hiermit noch nicht erwiesen, dass auch bei dem völligen

---

Vacuolenhaut würde auch vorliegen, wenn diese zeitweise schwände (d. h. wenn deren Differencirung aufhörte). Denn auch dann würde eine Entleerung durch Exosmose, also nicht durch Zersprengung der Vacuolenhaut vorliegen. — Nach Cohn (Nova Acta Caesar. Leopold. 1854, Bd. 24, 1, p. 194), stellen sich bei Gonium pectorale unmittelbar vor der Systole Trübungen in der Vacuolenflüssigkeit ein. In welcher Weise dieser Vorgang mit der Contraction der Vacuole zusammenhängt, ist noch nicht festgestellt.

1) Vgl. Bd. II, p. 377.

2) Siehe z. B. Rhumbler, l. c. p. 289, sowie Bütschli, l. c. etc.

3) Siehe Bd. I, § 24 u. Pfeffer, Plasmahaut u. Vacuolen 1890, p. 337. — Ob die p. 731 erwähnte Volumabnahme der Vacuole bei Closterium, die beim Einströmen des Protoplasmas eintritt, nur auf der gesteigerten mechanischen Druckwirkung des Plasmas oder gleichzeitig auf anderen Ursachen beruht, ist noch nicht festgestellt.

4) Die Ansichten verschiedener Autoren über den Contractionsprocess sind zusammengestellt bei Bütschli, l. c. p. 1433, 1458, 1452.

5) Rhumbler, l. c. p. 257, 271 beobachtete bei Amöben neben Vacuolen, die sich nach aussen entleeren, auch solche, deren Inhalt sich in das Innere ergiesst.

6) Siehe Bütschli, l. c. p. 1457. — Cohn (l. c. p. 200) fand unter anderm, dass sich bei Gonium pectorale die pulsirenden Vacuolen zuweilen nur erheblich verkleinern.

Schwinden der Vacuole nur eine Druckfiltration eintritt, obgleich die thatsächlichen Beobachtungen an pflanzlichen und auch an vielen animalischen Organismen sehr wohl mit einer solchen Entleerung vereinbar sind.

Die Erfahrung, dass in dem Plasmodium der Myxomyceten diejenigen Vacuolen, in die Anilinblau eingeführt ist, diesen Farbstoff bei der partiellen Pulsation nicht abgeben[1]), ist ein weiterer Beweis, dass die Vacuolenhaut nicht einreisst, während die elective Durchlässigkeit der Vacuolenhaut (I, § 22, 23) es ermöglicht, dass die Contraction durch die diosmotische Ausgabe anderer Stoffe verursacht wird. Nach der Einführung von nicht exosmirenden, gelösten Stoffen müsste demgemäss an Stelle der bisherigen totalen Entleerung eine partielle Entleerung der Vacuole treten. Ob es in diesem Sinne zu deuten ist, dass in dem Plasmodium von Chondrioderma aus der Vereinigung einer ganz zusammenfallenden und einer nicht pulsirenden Vacuole eine kaum pulsirende Vacuole entsteht, muss dahingestellt bleiben[2]).

In jedem Falle entspringt die rhythmische Pulsation der Vacuolen ebensogut einer selbstregulatorischen Thätigkeit, wie die rhythmischen Bewegungen der Cilien oder der Blättchen von Desmodium, und zwar müssen diese Regulationen schon in der mit einer dünnen Plasmaschicht umgebenen Vacuole erzielbar sein, wenn die so separirte Vacuole noch einige Zeit und bis zu einem gewissen Grade pulsirt (II, p. 736). Obgleich der regulatorische Eintritt der Systole mit der Erreichung einer gewissen Grösse verknüpft ist, so ist die Auslösung dieser Action doch zugleich von specifischen Eigenschaften abhängig, wie sich ohne weiteres daraus ergiebt, dass in derselben Zelle andere Vacuolen nicht pulsiren, und sogar dann nicht, wenn sie die maximale Grösse der pulsirenden Vacuole erheblich überschreiten[3]).

Wenn eine Vacuole völlig entleert wird, so ist durch die directe Beobachtung nicht wohl zu entscheiden, ob sie nur bis zur Unsichtbarkeit zusammengefallen oder gänzlich verschwunden ist. Vielleicht kommt beides schon desshalb vor, weil auf der einen Seite die Differencirung der Vacuolenhaut mit der Ueberführung in das Innere des Protoplasmas rückgängig wird[4]), und weil andererseits verschiedene Ursachen die sonst so leichte Verschmelzung der Plasmahaut verhindern können (II, § 140). Die Neubildung einer pulsirenden Vacuole ist aber an sich nicht auffälliger, als die Neubildung einer nicht contractilen Vacuole[5]). Eine solche Neubildung ist auch dann nicht ausgeschlossen, wenn die pulsirende Vacuole immer wieder an derselben Stelle auftritt. Denn dieses erfordert nur, dass gerade an dieser Stelle bevorzugte Bedingungen für die Neuformation einer Vacuole bestehen bezw. geschaffen werden. Auf die sichtbaren formalen Eigenthümlichkeiten bei der Bildung und bei der Entleerung brauchen wir nicht einzugehen, da es in principieller Hinsicht nicht so wichtig ist, ob die Vacuole durch das Zusammenfliessen der zunächst isolirt auftretenden Tröpfchen oder auf andere Weise gebildet wird. Uebrigens ist noch nicht endgiltig entschieden, ob, wie

---

1) Pfeffer, l. c. 1890, p. 219, 337.

2) Pfeffer, l. c. 1890, p. 219.

3) Diese Folgerung bleibt natürlich zu Rechte bestehen, wenn man auch Bedingungen herstellen kann, in welchen eine rhythmische Pulsation eintritt. Vgl. Rhumbler, l. c. p. 263.

4) Siehe Bd. I, § 18.

5) Bd. I, p. 40, sowie Pfeffer, l. c. 1890, p. 223. Auch Bütschli, l. c. sowie Rhumbler, l. c. treten für Neubildung der pulsirenden Vacuolen ein. — Bei der Vergrösserung der Vacuolen kommt dann die übliche Turgorregulation in Betracht. Vgl. Bd. I, p. 121; II, § 8.

es ja möglich ist, die pulsirenden Vacuolen bei gewissen Organismen eine höhere Differencirung und Selbständigkeit erreichen[1]).

Aeussere Einflüsse. Das Wenige, was in dieser Hinsicht bekannt ist, zeigt, dass von einem näheren und zielbewussten Studium der Beeinflussung durch die äusseren Factoren wichtige Anhaltspunkte für die causale Erforschung der Pulsationsthätigkeit der Vacuolen zu erwarten sind. Den formalen Bedingungen gegenüber verhalten sich natürlich die pulsirenden Vacuolen analog wie die Plasmaströmung und andere vitale Functionen (II, § 141 ff.). Es sei desshalb auch nur darauf hingewiesen, dass die Pulsationsfrequenz bei einer gewissen optimalen Temperatur ihren Höhepunkt erreicht[2]).

Beachtenswerth ist, dass sich die contractilen Vacuolen gegen verschiedene Eingriffe verhältnissmässig resistent erweisen, also ihre Thätigkeit später einstellen als andere Bewegungsvorgänge im Protoplasma. Nach Klebs (l. c.) werden nämlich bei Euglena durch mechanische Eingriffe, durch hohe Temperatur, durch Strychnin zuerst die metabolischen, sowie die internen Plasmabewegungen und erst späterhin die Pulsationen der Vacuolen sistirt, die bei der Wiederherstellung der normalen Aussenbedingungen wiederum zuerst die Thätigkeit aufnehmen. Die Pulsationen werden nach Klebs sogar, allerdings verlangsamt und unregelmässig, noch einige Zeit fortgesetzt, wenn die Hauptmasse des Cytoplasmas durch hohe Temperatur oder durch Druck desorganisirt und getötet ist[3]). Hiermit steht im Einklang, dass nach Rossbach[4]) bei den Infusorien durch electrische Schläge zunächst die Bewegung der Cilien und die Locomotion des Organismus aufgehoben werden. Als eine Folge der specifischen Eigenthümlichkeiten ist es aber zu verstehen, dass nach Rossbach (l. c.) bei den Infusorien durch gewisse Alkaloide zuerst die Cilien und erst späterhin die Vacuolen zum Stillstand gebracht werden, und dass nach Dodel[5]) bei den Schwärmsporen von Ulothrix gleichzeitig die Thätigkeit der Cilien und der Vacuolen erlischt, während bei anderen Schwärmern [6]) die Thätigkeit der Cilien länger anhält.

Ferner ist hervorzuheben, dass durch verschiedene Einflüsse eine z. Th. sehr ansehnliche und reversible Vergrösserung der Vacuolen veranlasst wird, die in diesem angeschwollenen Zustand nur noch schwach oder gar nicht mehr pulsiren. Ein solcher Erfolg wurde von Klebs (l. c.) bei Euglena durch die verdünnte Lösung verschiedener Neutralsalze erzielt, die aber auf Infusorien in geringem Grade wirken. Wenigstens wurde von Rossbach (l. c.) bei diesen Organismen keine Vergrösserung der Vacuolen beobachtet, die indess nach Massart[7]) bei einer bestimmten Concentration eintritt. Durch die plasmolytische Wirkung einer höher concentrirten Lösung wird aber allgemein eine Verkleinerung der Vacuolen be-

---

1) Näheres in den p. 730 Anm. citirten Schriften. Vgl. auch Pfeffer, l. c. 1890, p. 223.

2) Bütschli, Protozoen 1880—88, p. 1454, 715; Klebs, Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1883, Bd. 1, p. 248.

3) Aus obigem ergiebt sich zugleich, dass für die Pulsationsthätigkeit der Zellkern nicht direct nöthig ist. Demgemäss wird die Pulsation auch in kernfreien Plasmamassen einige Zeit fortgesetzt. Vgl. Bd. I, p. 45 (Hofer). — Ueber die Fortdauer von Partialfunctionen an isolirten Organen siehe Bd. I, p. 43.

4) G. Rossbach, Die rhythmischen Bewegungserscheinungen d. einfachsten Organismen 1872, p. 56. Siehe auch Bütschli, l. c. p. 1455.

5) Dodel, Bot. Ztg. 1876, p. 185.

6) Siehe z. B. Cienkowski, Bot. Ztg. 1865, p. 23; Strasburger, Ueber Zellbildung u. Zelltheilung 1875, p. 157.

7) J. Massart, Archive de Biologie 1889, Bd. 9, p. 550.

wirkt, die unter Umständen bis zum Unsichtbarwerden gehen kann[1]). Näher aufzuklären ist noch, wie es zusammenhängt, dass Rossbach (l. c.) bei Infusorien durch die Einwirkung von Alkaloiden, Alkalien etc. eine Vergrösserung der Vacuolen erhielt, während von Klebs (l. c.) eine solche Reaction nicht beobachtet wurde, als er auf Euglena Strychnin wirken liess.

Vermuthlich werden bei den pulsirenden Vacuolen in ähnlicher Weise, wie bei anderen Vorgängen, durch die plötzliche Veränderung der Bedingungen transitorische Reactionen hervorgerufen (II, § 141 ff.). Aus der Nichtberücksichtigung dieser transitorischen Reactionen erklärt sich vielleicht, dass z. B. bei Sauerstoffmangel oder bei Anhäufung von Kohlensäure nur von einigen Forschern eine Beschleunigung der Pulsationsfrequenz beobachtet wurde (vgl. Bütschli l. c.).

Functionelle Bedeutung. Nach der allgemeinen Auffassung besteht die Aufgabe der pulsirenden Vacuolen darin, die Aufnahme von Sauerstoff und Nährstoffen, sowie die Beseitigung der Kohlensäure und anderer Excrete zu beschleunigen[2]). In der That muss der Stoffaustausch durch das Ausstossen und die Wiederaufnahme von Wasser im hohen Grade begünstigt werden, da nach den Berechnungen von Maupas[3]) bei Infusorien unter günstigen Bedingungen in 2—46 Minuten ein Wasserquantum ausgestossen wird, das dem eigenen Körpervolum gleichkommt. Andererseits ist zu beachten, dass nicht einmal alle Protozoen pulsirende Vacuolen besitzen, und dass diese z. B. den Geweben der Pilze und den Urmeristemzellen etc. abgehen, die doch ebenfalls eine sehr energische Athmungs- und Stoffwechselthätigkeit ausführen, obgleich in dem Gewebeverband die Zufuhr und Abfuhr erheblich erschwert ist (I, Kap. V). Es ist also noch aufzuklären, ob und in wie weit bei bestimmten Organismen besondere Verhältnisse obwalten, welche die Bethätigung der pulsirenden Vacuolen nothwendig machen. Uebrigens ist es wohl möglich, dass die pulsirenden Vacuolen, ebenso wie die übrigen, zu verschiedenen Zwecken nutzbar gemacht sind. So dienen sie bei Chilodon propellens vielleicht zur Fortbewegung, da bei jeder Pulsation, offenbar durch die Rückstosswirkung des herausgetriebenen Wassers, ein stossweises Fortbewegen des Organismus beobachtet wird[4]). Ferner ist mit den Reizbewegungen der Cynareenstaubfäden etc., sowie mit den periodischen Bewegungen der Blättchen von Desmodium, ein Hervortreiben und eine Wiederaufnahme von Wasser verknüpft (II, p. 731).

1) Cohn, Nova Acta Academ. Caesar. Leopold. 1854, Bd. 24, 1, p. 194; Klebs, l. c.; Massart, l. c. Von Klebs, sowie von Massart, ist auch die allmähliche Accommodation an concentrirte Lösungen beobachtet (Bd. II, p. 137). Dass bei dem plötzlichen Uebertragen aus concentrirten in verdünnte Lösungen ein Platzen erfolgen kann, ist schon früher (Bd. II, p. 138, 329) erwähnt. Bei der näheren Aufklärung der durch verdünnte Salzlösungen etc. erzielten Erfolge ist u. a. auch das Platzen von Pollenschläuchen etc. zu beachten, das ohne Concentrationswechsel eintreten kann (Bd. II, p. 138 Anm.).

2) Cohn, Beiträge z. Biologie 1877, Bd. 2, p. 118. Näheres bei Bütschli, l. c. p. 1452.

3) Citirt nach Bütschli, l. c. p. 1455. — Nach Rhumbler (Archiv f. Entwickelungsmechanik 1898, Bd. 7, p. 257) erfährt Amoeba proteus bei der Entleerung der Vacuole jedesmal eine ansehnliche Volumabnahme.

4) Engelmann, Zur Physiologie d. contractilen Vacuolen der Infusionsthiere 1878.

§ 140. Anderweitige Bewegungen im Protoplasma.

Ebenso wie die amöboiden und Strömungs-Bewegungen sind auch die übrigen Ausgestaltungen und Bewegungen im Protoplasten Symptome und Folgen der vitalen Thätigkeit. Da wir aber das Zustandekommen dieser Actionen (zu denen z. B. auch die Kern- und Zelltheilungsvorgänge gehören) nicht in zureichender Weise causal aufzuklären vermögen, so müssen wir uns im wesentlichen auf die Andeutung der in Betracht zu ziehenden Bedingungen und Factoren beschränken. Diese ergeben sich übrigens in der Hauptsache aus den Erörterungen über die Mechanik und die Regulation der amöboiden Bewegungen (II, § 137), wenn man beachtet, dass nicht nur der ganze Protoplast, sondern auch die in ihm differencirten Theile (auf deren Zusammenwirken die Lebensthätigkeit beruht, Bd. I, Kap. II) selbstthätig und doch zugleich in physiologischer und mechanischer Abhängigkeit arbeiten, also ebenfalls bewegungs- und gestaltungsthätig sind bezw. sein können.

Soweit die dem Cytoplasma eingebetteten differencirten Organe einen zähflüssigen Aggregatzustand besitzen, wird also auch ihre Gestaltung und Bewegung in dem früher (II, p. 715) erörterten Sinne von denselben physikalischen Gesetzen beherrscht (bezw. durch diese eingeengt), wie die einer zähflüssigen todten Masse. Demgemäss müssen Vacuolen (oder Oeltropfen etc.), die aneinander gepresst, oder in eine zu dünne Plasmaschicht eingezwängt werden (II, p. 718), eine entsprechende Deformation erfahren, und offenbar wird in gewissen Fällen durch solche oder andere mechanische Wirkungen die Abflachung des Zellkerns etc. bewirkt. Andererseits hat die Zunahme der osmotisch wirksamen Substanz, d. h. die hierdurch verursachte Vergrösserung einer Vacuole, eine Verschiebung in dem angrenzenden Plasma zur Folge, und wir haben bereits (II, p. 728) vernommen, dass auf diese Weise sogar eine bestimmt gerichtete Plasmaströmung hervorgerufen werden kann. Ebenso wird durch die active Vergrösserung oder Formänderung des Zellkerns, durch die Bildung und Vergrösserung eines Stärkekorns u. s. w., eine mechanische Verschiebung im Plasma und hierdurch eine gewisse Störung des physikalischen Gleichgewichts geschaffen, die zur Folge hat, dass sich eine Bewegung einstellt, die auf die Herstellung des neuen Gleichgewichts und somit auch auf eine bestimmte Anordnung und Gruppirung der Organe und Einschlüsse im Cytoplasma hinarbeitet.

Es ist aber als eine Folge der physikalischen Bedingungen zu verstehen, dass sich der zähflüssige Protoplast bei der Plasmolyse schnell abrundet (II, p. 714), während unter den in der Zelle gebotenen Verhältnissen eine interne Umlagerung so langsam ausgeglichen wird, dass bis zur Wiederherstellung des Gleichgewichtszustandes zuweilen mehr als eine Woche vergeht, wenn durch eine starke Centrifugalwirkung eine einseitige Anhäufung des Protoplasmas erzielt ist (II, § 147). Allerdings gilt dieses nur für den Fall, dass nur die (physikalische) Oberflächenenergie wirksam ist. Denn wenn das Protoplasma strömungsthätig ist, wird die Umlagerung mit Hilfe dieser physiologischen Bewegung schnell ausgeglichen.

Da sich die internen Umlagerungen (Störungen) nur langsam ausgleichen, so wird das stabile Gleichgewicht in der Gestaltung und Anordnung des Protoplasmas vielleicht nie erreicht, wenn durch die Thätigkeit im Protoplasten immer wieder neue Potentialdifferenzen geschaffen werden. Uebrigens lässt sich die zu fordernde stationäre Gleichgewichtslage aus verschiedenen Gründen nicht leicht (theoretisch) präcisiren, und zwar schon desshalb nicht, weil uns die maassgebenden Bedingungen (Oberflächenspannung etc.) nicht genügend bekannt sind, und weil zudem in dem thätigen Protoplasten sehr wohl anomogene Spannungen unterhalten werden können. Im allgemeinen entsprechen aber die Gestaltungen und Anordnungen des Protoplasten und im Protoplasma dem, was man unter den obwaltenden Bedingungen nach physikalischen Gesetzen in einem zähflüssigen Gemische zu erwarten hat.

Dadurch, dass die Organe des Protoplasten nicht in einer todten, sondern wiederum in einer lebendigen Masse liegen, sind Bedingungen geboten, die im erhöhten Grade die Schaffung einer local verschiedenen Thätigkeit und Oberflächenspannung ermöglichen[1]). Auf diese Weise kann also z. B. sehr wohl eine spindelförmige Gestaltung oder ein amöboider Formenwechsel oder eine active Fortbewegung des Zellkerns, der Chromatophoren etc. bewirkt werden. Denn wir haben gehört (II, p. 715), dass auch Oeltropfen, Quecksilbertropfen u. s. w. bei Unterhaltung einer anomogenen (polaren) Oberflächenspannung, ohne wesentliche Aenderung des Umrisses, eine bestimmt gerichtete Locomotion ausführen, durch die sie, je nach den obwaltenden Bedingungen, einander genähert oder von einander entfernt werden. Eine solche Locomotion, also auch ein Zusammenführen oder Auseinanderführen, sowie eine bestimmte Gruppirung kann aber auch durch localisirte, gleichsinnig oder ungleichsinnig gerichtete (langsame) Bewegungen im Cytoplasma bewirkt werden, dessen Bewegungsfähigkeit durch die Protoplasmaströmungen demonstrirt wird.

Thatsächlich wissen wir aber nicht, in wie weit diese und andere Gestaltungen und Bewegungen durch die Oberflächenenergie oder durch die Mitwirkung anderer Factoren erzielt werden. Einmal ist schon zu bedenken, dass bei Erhaltung des zähflüssigen Aggregatzustandes der Gesammtmasse einzelne Partien (einzelne Organe oder Theile des Cytoplasmas, des Zellkerns etc.) vorübergehend oder dauernd eine festere Consistenz gewinnen können, die in der früher (II, p. 716) angegebenen Weise und mit den dort angedeuteten Mitteln eine anderweitige active Gestaltungsthätigkeit gestatten. Vermuthlich wird auf diese Weise die Conservirung der besonderen Form der Chlorophyllbänder von Spirogyra ermöglicht, und vielleicht spielt eine Cohäsionszunahme eine Rolle bei der Ausgestaltung und dem Formenwechsel der Chromosomen etc.

Weiter ist unbekannt, in wie weit durch die Stoffwechsel- und Bauthätigkeit (Ausfällen, Auflösen etc.), für sich und in Verbindung mit anderen Processen, transitorische oder bleibende Differenzen und Differencirungen erzeugt werden, die mit ihrer Realisirung wiederum neue Bedingungen und Angriffs-

1) Wir haben hier nur die Oberflächenspannung an der Grenzfläche der sichtbaren, differencirten Theile im Auge, ziehen also nicht die Vorgänge in Betracht, welche sich im Innern der imbibitions- und quellungsfähigen Organe etc. abspielen. Vgl. Bd. II, p. 719.

punkte für Leistungen durch die Oberflächenenergie oder durch andere Mittel herstellen. Uebrigens setzt ein jedes progressives oder rhythmisches (autogenes) Geschehen voraus, dass durch die jeweilige Thätigkeit immer wieder neue Constellationen und damit die Bedingungen für die Modification bezw. für die Wiederholung des Gestaltens, Bewegens etc. geschaffen werden (Vgl. II, p. 159). Das complicirteste physiologische Geschehen kann aber, wie ebenfalls schon betont wurde (I, p. 5; II, § 51), sehr wohl mit den üblichen Energiemitteln erzielt werden, wenn diese in regulatorischer, also in zeitlich und local verschiedener Weise und Combination, zur Anwendung gebracht werden.

Wie freilich in einem concreten Falle gearbeitet wird, das ist auch in Bezug auf die sichtbaren Gestaltungs- und Bewegungsvorgänge im Protoplasma zumeist unbekannt. So ist es nicht einmal sichergestellt, ob die Plasmaströmung durch Oberflächenenergie betrieben wird (Vgl. II, p. 727). Noch weniger sind die Factoren bekannt, durch welche eine bestimmt gerichtete Wanderung des Zellkerns, der Chlorophyllkörper etc. veranlasst und bewirkt wird. Ebenso ist der Complex von Factoren nicht aufgeklärt, durch den z. B. die Gestaltungen und Bewegungen bei der Kerntheilung erzielt werden. Es ist aber wohl zu beachten, dass dasselbe Resultat sehr wohl mit verschiedenen Mitteln und Combinationen erreichbar ist.

Wenn also z. B. der Zellkern (dasselbe gilt für die Chlorophyllkörper u. s. w.) unter Umständen in dem strömenden Cytoplasma passiv mitgeführt wird, so ist damit nicht ausgeschlossen, dass er in anderen Fällen eine active Locomotion ausführt (II, p. 726). Letzteres würde in der That der Fall sein, wenn sich der Kern mit Hilfe eines amöboiden Formenwechsels oder, ohne einen solchen, etwa dadurch fortbewegte, dass durch die eigene Thätigkeit eine anomogene Oberflächenspannung und hierdurch in der früher (II, p. 715) angedeuteten Weise die motorische Energie geschaffen würde. Sofern aber die entscheidende Anomogenität der Oberflächenspannung nur durch die entsprechende Stoffwechselthätigkeit etc. des umgebenden Cytoplasmas erzeugt wird, so kann man zweifelhaft sein, ob man von einer activen Locomotion des Kernes reden soll, obgleich die motorische Energie wiederum durch die Wechselwirkungen an der Grenzfläche von Kern und Cytoplasma erzeugt wird[1]). Die motorische Energie wird aber ohne eine directe Betheiligung des Zellkerns geschaffen, wenn dieser nur dirigirend wirkt, d. h. wenn er sich durch eine auslösende Wirkung in irgend einer Weise die motorische Befähigung des Cytoplasmas nutzbar macht. Auch in diesem Falle kommt dem Nucleus mit Bezug auf die directive Wirkung eine Activität zu, die man ihm aber nicht zusprechen kann, wenn man die mechanische Eigenbethätigung (die selbstthätige Production der Betriebsenergie) als Kriterium der Activität ansieht.

Da aber bei den mannigfachen physiologischen Wechselbeziehungen allgemein auch mechanische Wechselwirkungen mitspielen (II, p. 738), so lässt sich zumeist schwer präcisiren, ob und in welchem Sinne eine active oder eine unzweifelhaft passive Bewegung des Nucleus (der Chlorophyllkörper etc.) vor-

---

1) Ebenso wird die Anomogenität der Oberflächenspannung durch die Differenz im Aussenmedium erzeugt, wenn Seifenlösung einseitig zu einem Oeltropfen tritt, während ein Tropfen aus einem Gemisch von Oel und Kaliumcarbonat auch bei Homogenität des umgebenden Wassers Bewegungen ausführt. Vgl. II, p. 715.

liegt. Tritt z. B. in der fortwachsenden Spitze eines Haares, oder an irgend einer anderen Stelle, eine Ansammlung des Cytoplasmas ein[1]), so kann hierdurch sehr wohl (direct oder indirect) eine passive Locomotion des Zellkerns bewirkt werden. Aber auch dann, wenn sich der Kern ohne eine gleichsinnige Umlagerung des Cytoplasmas nach einem bestimmten Ziele bewegt, folgt daraus nicht ohne weiteres, dass der Kern eine (mechanisch) active Motion ausführt, obgleich eine solche sicherlich öfters vorkommt[2]). Voraussichtlich werden auch die besonderen Gestaltungen und der (nicht häufige) amöboide Formenwechsel öfters durch die active Thätigkeit des Nucleus erzielt[3]). Bei der Correlation aller Theile im Protoplasten (I, § 7—9) ist andererseits nicht zu bezweifeln, dass die Ausgestaltungen und Bewegungen vielfach in wechselseitiger Beeinflussung und Unterstützung zu Stande kommen, und dass im speciellen Locomotionen des Kerns auch durch die Ausnutzung der energetischen Befähigungen des Cytoplasmas erzielt werden.

Bis zu einem gewissen Grade ist ja stets die Lage des Kerns oder der Kerne (I, § 10) in der Zelle von den mechanischen und physiologischen Wechselbeziehungen zwischen dem Kern und dem Cytoplasma etc. abhängig. Gleiches gilt z. B. auch für die Chloroplasten, deren bestimmte Orientirung gegenüber der Beleuchtung entweder durch eine active Motion oder durch eine directive Nutzbarmachung des Cytoplasmas erzielt werden muss (II, § 146). Ebenso sind die mechanischen Vorgänge bei der Kerntheilung nach den angedeuteten Principien zu beurtheilen. Es ist desshalb einleuchtend, dass man aus der formalen Gestaltung dieser Vorgänge z. B. nicht ohne weiteres ersehen kann, ob und in welchem Sinne die Chromosomen sich passiv oder activ oder vielleicht theilweise activ, theilweise passiv bewegen.

Die nächste mechanische Ursache ist natürlich dann festgestellt, wenn man weiss, dass der Kern z. B. durch eine allgemeine oder locale Cytoplasmaströmung

---

1) Ueber diese Ansammlung des Protoplasmas, sowie über die Lage des Zellkerns in wachsenden Zellen vgl. Bd. II, p. 38 und die dort citirte Literatur. Ueber die traumatropische Wanderung des Zellkernes siehe Bd. II, § 153.

2) Kritische Untersuchungen über die Bewegungen des Zellkernes, die den oben erörterten Gesichtspunkten Rechnung tragen, liegen nicht vor. Uebrigens wird von einigen Autoren eine active, von anderen eine passive Bewegung des Zellkerns angenommen. Vgl. z. B. Hanstein, Mittheil. ü. d. Bewegungserscheinungen des Zellkerns 1870, p. 224 (Separat. a. d. Sitzungsber. d. Niederrhein. Gesellsch.); Berthold, Protoplasmamechanik 1886, p. 150, 164; Haberlandt, Function u. Lage d. Zellkerns 1887, p. 103; Behrens, Bot. Ztg. 1890, p. 100.

3) Ueber langgestreckte, gelappte und absonderlich geformte Zellkerne vgl. z. B. Molisch, Studien ü. d. Milchsaft u. Schleimsaft 1901, p. 87, 107; Bot. Ztg. 1899, p. 177; Haberlandt, l. c. p. 124; v. Wasielewski, Jahrb. f. wiss. Bot. 1902, Bd. 38, p. 415. In vielen Fällen ist es schon aus der Gestaltung zu ersehen, dass es sich nicht um eine durch die Form der Zelle zwangsweise aufgedrängte Gestalt handeln kann. — Auf die amöboide Thätigkeit des Kerns, die im Thierreich häufiger als im Pflanzenreich beobachtet wurde, ist schon Bd. II, p. 712 hingewiesen worden. Ob etwa der Nucleus mit Hilfe amöboider Thätigkeit aus dem Pollenschlauch in die Eizelle übertritt oder auch in gewissen anderen Fällen von einer Zelle zur anderen wandert, ist noch nicht entschieden. Ueber den Uebergang des Zellkerns in eine Nachbarzelle vgl. Bd. II, p. 225 u. die dort citirte Lit., sowie Strasburger, Jahrb. f. wiss. Bot. 1901, Bd. 36, p. 551; M. Koernicke, Sitzungsb. d. Niederrhein. Gesellsch. vom 4. März 1901.

oder dadurch fortbewegt wird, dass er durch das Einziehen eines den Zellsaft durchsetzenden Plasmastranges in die Wandschicht befördert wird. In diesem Fall kann die motorische Energie in analoger Weise gewonnen werden, wie bei dem Einziehen eines Pseudopodiums (II, p. 716), wobei ebenfalls die eingeschlossenen und adhärirenden Körper fortbewegt werden. Es ist also auch möglich, dass die differencirten, fibrillären Massen, die sich bei der mitotischen Kerntheilung, zuweilen aber auch ausserdem ausbilden[1], durch ihre Zusammenziehung im Inneren des Protoplasten eine mechanische Fortbewegung anderer Theile zu Stande bringen. Wenn man unter diesen Umständen berechtigt ist, in demselben Sinne wie bei der Einziehung eines Pseudopodiums, von Contraction zu reden[2], so ist dabei nicht zu vergessen, dass es sich auch bei diesen transitorischen fibrillären Differencirungen, wie bei einem festen Körper, nicht um eine elastische Contraction, sondern um eine Zusammenziehung (einen Formenwechsel) handelt, wie ihn ein Pseudopodium und auch eine gewaltsam zu einem Faden ausgezogene, zähflüssige Masse ausführt. Uebrigens ist nicht ausgeschlossen, dass ausser solchen plasmatischen Massen auch Plasmaproducte, also z. B. gallertartige oder schleimige Massen, durch ihr Auftreten und Ausgestalten im Inneren des Protoplasmas eine mechanische Fortbewegung oder Differencirung bewirken[3].

Kerntheilung. Die specifische Wachsthumsthätigkeit und Gestaltung der Zelle und des Organismus vermögen wir ebensowenig wie die Bewegungen und Gestaltungen im Protoplasma als nothwendige Folge aus den Constellationen und Thätigkeiten des Protoplasten abzuleiten[4]. Dieses gilt demgemäss auch für die Zell- und Zellkerntheilung, deren Bedeutung und wechselseitige Beziehungen bereits erörtert wurden[5]. Bei dieser Gelegenheit ist schon hervorgehoben, dass es sich auch bei der Kerntheilung um physiologische Vorgänge handelt, die entweder in lockerer oder auch in so inniger Wechselwirkung mit dem Cytoplasma

1) Bei solchen fibrillären Anordnungen handelt es sich im allgemeinen um transitorische Gruppirungen und Differencirungen, die auf verschiedene Weise (vgl. z. B. auch Bd. II. p. 743) im Protoplasma auftreten können (vgl. Bd. I. § 7 u. 8). Auf einige Beispiele ist Bd. II. p. 228 u. 609 hingewiesen. Ein weiteres Eingehen auf diese Fragen und die bezügliche Literatur ist hier nicht geboten. Thatsachen finden sich in der auf Kern- und Zelltheilung bezüglichen Literatur.

2) Vgl. Bd. II, p. 713. Uebrigens ist bereits (II, p. 738) mitgetheilt, dass durch die Formänderung einer Vacuole, des Zellkerns etc. ein mechanisches Nachziehen bezw. Fortschieben im Plasma verursacht werden kann.

3) Es würde dieses etwa mit der motorischen Schleimsecretion bei Desmidiaceen (II, p. 711) zu vergleichen sein oder auch mit der Schleimbildung, durch welche in einer Zoogloea die einzelnen Bacterien-Individuen auseinandergedrängt und zugleich in bestimmter Weise gruppirt werden. Im Innern des Protoplasmas würden solche Plasmaproducte auch wieder beseitigt werden können.

4) Vgl. Bd. I, p. 34; II, p. 158. Im Protoplasma besteht, wie schon Bd. II, § 133 betont wurde, niemals Ruhe, und so ist ein jeder Constellationswechsel im Grunde genommen mit einem Bewegungsvorgang verknüpft.

5) Siehe Bd. II, § 12; Bd. I, § 9. In diesen Paragraphen, deren Inhalt hier als bekannt vorausgesetzt wird, ist auch in principieller Hinsicht auf die Centrosomen Rücksicht genommen, die übrigens bei der Mehrzahl der Pflanzen nicht vorkommen. Näheres über die Centrosomen z. B. bei Strasburger, Histologische Beiträge Heft 6, 1900, p. 156; Ber. d. botan. Gesellsch. 1901, p. 458; R. Hertwig, Abhandlg. d. Bayrisch. Akad. d. Wissensch. 1898, Bd. 19, p. 690. In diesen Arbeiten, sowie in der an diesen Stellen citirten Literatur sind auch die theoretischen Ansichten der verschiedenen Autoren über die Bedeutung der Centrosomen zu finden.

vollbracht werden, dass dieses direct an dem Theilungsprocesse (Bildung der Spindelfasern etc.) theilnimmt[1]). Im näheren ist aber nicht einmal die Mechanik der amitotischen Theilung und noch weniger der Complex von Factoren aufgeklärt, durch den bei der Karyokinese die progressiven und regressiven Differencirungen, Gestaltungen, Gruppirungen, Bewegungen etc. veranlasst, regulirt und ausgeführt werden.

Aus den allgemeinen Erörterungen in diesem Paragraphen ist zu ersehen, dass solche Operationen und Erfolge sehr wohl in verschiedener Weise erzielbar sind (vgl. auch Bd. I, p. 48). Nach Experimenten mit todten Massen lässt sich aber nicht schlechthin das reale physiologische Schaffen präcisiren, da, wie sich voraussagen lässt, ähnliche Gestaltungen wie in der Karyokinese unter verschiedenen Bedingungen zu Stande kommen. Erwähnt sei nur, dass z. B. Bütschli[2]) Strahlungen in gerinnender Gelatine um Luftblasen (durch Contraction und die hierdurch erzielten Spannungen), aber auch (durch bestimmt gerichtete Stoffbewegung?) in Oelseifenmasse[3]) auftreten sah, dass A. Fischer[4]) schöne Strahlungen, die sich um Zellkernreste als Centrum anordneten, durch Ausfällen von Albumose in todten Hollundermarkzellen erhielt, dass sich ferner im magnetischen Kraftfeld[5]) Eisentheilchen in ähnlicher Art gruppiren können. Auch ist noch unbekannt, in welcher Weise (ob activ, passiv etc., vgl. II, p. 740) die Chromosomen bewegt und angeordnet werden. Uebrigens würde immer nur die nächste mechanische Ursache einer einzelnen Action in dem Gesammtprocesse der Theilung ermittelt sein, wenn sich z. B. herausstellen sollte, dass die Motion der Chromosomen durch die Zug- und Druckwirkung der Spindelfasern bewirkt wird[6]).

Wie alles vitale Geschehen ist auch die Kern- und Zelltheilung von den

---

1) Vgl. Bd. II, p. 45; I, p. 47. Näheres bei R. Hertwig, p. 698; Strasburger, l. c. 1900, p. 118; Zimmermann, Morphologie u. Physiol. d. pflanzlichen Zellkerns 1896, p. 48. An diesen Orten, sowie in den Lehrbüchern, ist Näheres über den Theilungsprocess zu finden, bei dem auch eine Massenzunahme der Kernstoffe eintritt.

2) Bütschli, Untersuch. über Structuren 1898, p. 156.

3) Bütschli, Untersuch. ü. mikroskopische Schäume 1892, p. 29, 159. An dieser Stelle (p. 166) sowie bei A. Fischer ist auch Näheres über die Plasmastrahlungen zu finden. In wie weit diese Strahlungen, sowie andere Vorgänge bei der Theilung, direct an lebenden Objecten sichtbar sind, vgl. Strasburger, Botan. Zeitung Referate 1900, p. 300, sowie Zacharias, Bericht. d. botan. Gesellsch. 1902, p. 298.

4) A. Fischer, Fixirung, Färbung u. Bau d. Protoplasmas 1899, p. 206. In diesem Falle wirkt der Kernrest nur als Ansatzpunkt für die sich ausscheidenden Massen. Eine active Thätigkeit des Centrums (also ein kinetisches Centrum) ist demgemäss zum Zustandekommen der Strahlung nicht gerade nothwendig.

5) Vgl. hierüber Errera, Compt. rend. d. l. soc. royale d. botanique d. Belgique 1890. Bd. 29, p. 17; Bütschli, l. c. 1898, p. 169. [L. Rhumbler, Archiv f. Entwickelungsmechanik 1903, Bd. 16, p. 476; M. Seddig, Annal. d. Physik 1903, Bd. 2, p. 815.]

6) Vgl. Bd. II, p. 742. — Es ist nicht geboten, auf die verschiedenen Hypothesen einzugehen, die im allgemeinen auf Grund bestimmter Voraussetzungen, die Mechanik der Kerntheilung, oder doch einen Theil derselben, zu erklären suchen. Zusammenstellungen über solche Theorieen findet man z. B. bei Bütschli, l. c. 1892, p. 160; H. E. Ziegler, Verhandlg. d. deutsch. zoologischen Gesellschaft 1895, p. 62; R. Hertwig, Abhandlg. d. Bayr. Akad. 1898, p. 694; Rhumbler, Archiv f. Entwickelungsmechanik 1898, Bd. 7, p. 535; Ergebnisse d. Anatomie u. Entwickelungsgeschichte 1898, Bd. 8, p. 605; A. Fischer, l. c. p. 224, 257; A. Bethe, Botan. Centralbl. 1902, Bd. 89, p. 513; V. Häcker, Praxis u. Theorie d. Zellen- u. Befruchtungslehre 1899, p. 73.

obwaltenden Verhältnissen abhängig, und demgemäss wird die Veränderung der autogenen und aitiogenen Bedingungen einen gewissen und unter Umständen einen erheblichen Einfluss auf den Verlauf und die formale Gestaltung der besagten Processe haben[1]. Wenn sich also z. B. bei Spirogyra der Nucleus unter normalen Verhältnissen dauernd mitotisch, unter besonderen Bedingungen (bei Aethereinwirkung etc.) aber dauernd amitotisch theilt (II, p. 48), so liegen analoge Beziehungen vor, wie z. B. bei einem Mucor, der gewöhnlich in der Gestalt eines Schimmelpilzes, unter bestimmten Bedingungen aber dauernd in der Gestalt eines Hefepilzes wächst[2]. Da aber die formative Ausgestaltung gewisser anderer Pflanzen durch die Modification der Bedingungen nur wenig alterirt wird, so ist es nicht auffallend, dass bei den meisten Pflanzen die mitotische Kerntheilung unter verschiedenen Bedingungen nicht wesentlich verändert wird. Dass sich aber gewisse Abweichungen einstellen können, haben verschiedene Erfahrungen gezeigt[3]. Auch sind bereits eine grössere Zahl von Fällen bekannt, in denen infolge der Veränderung der äusseren oder inneren Bedingungen einzelne oder zahlreiche amitotische Kerntheilungen[4] auftreten. Falls aber, wie es bei einzelnen niederen Organismen der Fall ist, der Kern sich normalerweise amitotisch theilt[5], ist andererseits nicht ausgeschlossen, dass unter besonderen Bedingungen eine mitotische Kerntheilung eintritt. Ohnehin geht schon

---

1) Vgl. II, p. 48; § 39, 54 etc. — An diesen Stellen, sowie in Bd. I, § 8 ist auch hervorgehoben, dass durch Differencirungen aus dem Cytoplasma separirte Partieen (Theile, Organe) mit besonderen Eigenschaften geschaffen werden können. Ebenso wie durch eine solche Differencirung Hyaloplasma und Körnerplasma entstehen, ist es auch wohl möglich, dass aus derselben Masse das Trophoplasma (Alveolarplasma, Wabenplasma) und Kinoplasma (Fadenplasma, Filarplasma) hervorgehen, die Strasburger (vgl. Bd. I, p. 41, u. Strasburger, Histologische Beiträge Heft 6, 1900, p. 144) ohne genügenden Grund für von Haus aus verschiedene Theile ansieht. Jedenfalls ist die Aenderung der relativen Menge mit der Entwickelung und den Aussenbedingungen auch mit dem einheitlichen Ursprung völlig verträglich. Näheres über solche Verschiebungen bei Strasburger, l. c. p. 144; Fr. R. Schrammen, Botan. Centralbl. 1902, Bd. 90, p. 551. Gegen die Annahme von solchen distincten Massen im Cytoplasma haben sich unter andern R. Hertwig (Abhandlg. d. Bayrisch. Akadem. 1898, Bd. 19, p. 690), sowie Zacharias, Flora 1895, Egzbd. p. 259 ausgesprochen.

2) Vgl. hierüber Pfeffer, Sitzungsb. d. Sächs. Gesellsch. d. Wissenschaft 3. Juli 1899.

3) Thatsachen finden sich ausser in den Bd. II, p. 49 Anm. 1 u. 3 citirten Schriften z. B. bei J. Blazek, Bot. Centralbl. 1902, Bd. 90, p. 548; C. van Wisselingh, Flora 1900, p. 373; Gerassimoff, Zeitschrift f. allgem. Physiolog. 1902, Bd. 1, p. 220; Strasburger, Histologische Beiträge Heft 6, 1900, p. 127, sowie in den folgenden erwähnten Arbeiten. Ferner für niedere animalische Objecte: F. Doflein, Zell- u. Protoplasmastudien 1900, p. 42; E. B. Wilson, Archiv f. Entwickelungsmechanik 1901, Bd. 13, p. 389; A. Wasilieff, Biolog. Centralbl. 1902, Bd. 22, p. 758; R. Werner, Bot. Centralbl. 1902, Bd. 90, p. 521; H. Wallengren, Zeitschr. f. allgem. Physiolog. 1902, Bd. 1, p. 67. Bei R. Hertwig, Abhandlg. d. Bayr. Akadem. 1898, Bd. 19, p. 687; Archiv f. Protistenkunde 1902, Bd. 1, p. 11, 16, ist auch mitgetheilt, wie sich in bestimmten Fällen die Kerntheilung mit der Entwickelungsphase verschieden gestaltet.

4) Siehe die Bd. II, p. 48 citirte Literatur, sowie besonders W. v. Wasielewski (Jahrb. f. wiss. Bot. 1902, Bd. 38, p. 377), der an Wurzeln Amitose durch Chloralhydrat erzielte. Ferner W. Magnus, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 242; R. Chodat, Actes d. Congres international de Botanique Paris 1900, p. 23; K. Shibata, Jahrb. f. wiss. Bot. 1902, Bd. 37, p. 648; Schimkewitsch, Bot. Centralbl. 1902, Bd. 22, p. 605.

5) R. Hertwig, Archiv f. Protistenkunde 1902, Bd. 1, p. 26.

aus dem Gesagten hervor, dass die mitotische und amitotische Theilung nur zwei Typen vorstellen, die durch Bindeglieder verknüpft sind[1]).

Die unberechtigte Annahme verschiedener Forscher, ohne die mitotische Kerntheilung sei die dauernde Erhaltung und Vermehrung eines Organismus unmöglich, ist, ebenso wie das Dogma von der Unentbehrlichkeit des freien Sauerstoffs, nur aus einer incorrecten Verallgemeinerung entsprungen. Es ist auch nicht einzusehen, warum eine völlige erbgleiche Theilung nicht möglich sein soll, ohne dass sich die theilungsthätigen Lebenseinheiten (Pangene, Biophoren) zu grösseren, sichtbaren Complexen (Chromatinfäden etc.) gruppiren[2]). Damit ist wohl vereinbar, dass mit dieser Gruppirung, wie es sicherlich der Fall sein dürfte, ein Vortheil verknüpft ist. Uebrigens ist man auch nicht berechtigt, die Allgemeinheit des Kerns zu fordern, und die neueren Untersuchungen machen es sehr wahrscheinlich, dass dieses Organ bei gewissen niedersten Organismen fehlt[3]), also ebensogut nicht vorhanden ist, wie etwa das Gehirn oder das Herz, die erst bei einer gewissen Entwickelungsstufe des Thierreichs real auftreten.

Plasmaverschmelzungen. Mittelst der regulatorischen Ausnützung der angedeuteten Mittel sind schliesslich die verschiedenartigsten Bewegungen und somit auch die Auseinanderführung und Gruppirung erzielbar, die u. a. in der bestimmten Lagerung der zahlreichen Kerne in einer Vaucheria (I, § 10) etc. oder der Chloroplasten bei dieser und anderen Pflanzen zum Ausdruck kommen. Thatsächlich würde schon durch die selbstthätige Herstellung der entsprechenden Oberflächenspannungen zwischen den Kernen (bezw. den Chloroplasten etc.) und dem umgebenden Cytoplasma bewirkt werden können, dass sich diese Organe bis auf einen gewissen Abstand von einander entfernen oder bis zur Berührung nähern (vgl. II, p. 741).

Eine Zusammenführung bis zur Berührung ist natürlich stets die Voraussetzung für eine Verschmelzung, die aber nicht immer eintritt, wenn Protoplasten derselben Art oder gleichartige Organe im Innern des Protoplasmas zusammentreffen, und die im allgemeinen zwischen fremdartigen Protoplasten und Organen nicht zu Stande kommt[4]). So verschmelzen die Plasmodien verschiedener Arten von

---

1) Vgl. unter andern R. Hertwig, l. c. p. 25. Auch zeigt die übrige Literatur über Kerntheilung, dass nicht immer ein bestimmtes Schema genau eingehalten wird. Ferner bieten die Kerntheilungen, die man, mit Rücksicht auf das Nichtentstehen einer ausgesprochen mitotischen Figur, als Amitosen zusammenfasst, Eigenthümlichkeiten, die wohl nicht mit den von Wasielewski (l. c. p. 401) aufgestellten zwei Typen erschöpft sind.

2) Vgl. dieses Buch, Bd. I, § 8; Bd. II, p. 232 u. p. 179.

3) Siehe besonders in Bezug auf Bacterien G. Hinze, Bericht d. botan. Gesellsch. 1901, p. 369; Unters. ü. d. Bau von Beggiatoa mirabilis 1902. Ferner F. Schaudinn, Archiv f. Protistenkunde 1902, Bd. 1, p. 335; P. Ernst, Centralbl. f. Bacteriol. 1902, Abth. 2, Bd. 8, p. 1; Bütschli, Protozoen 1880, p. 107. Wenn man correcterweise sich dahin ausspricht, dass der Nucleus noch nicht differencirt ist (vgl. R. Hertwig, l. c. 1902, p. 6), so ist wohl möglich, aber nicht nothwendig, dass im Organismus bereits die Formelemente, die man als Chromatin zu bezeichnen pflegt, zwar differencirt aber diffus vertheilt sind. Ohnehin muss das, was wir Chromatin nennen, nicht allgemein identisch sein, und es ist nicht ausgeschlossen, dass es einst Wesen mit dem Charakter des Lebendigen gab oder derzeit noch auf anderen Planeten giebt, die in morphologischer und chemischer Hinsicht wesentlich anders gebaut waren bezw. sind, als die uns bekannten Organismen. (Vgl. Bd. I, p. 48 u. 53.)

4) Ueber symbiotische Vereinigung, sowie über Verwachsungen von Zellen, die auch ohne Plasmaverschmelzung möglich sind, vgl. Bd. II, § 48—50. An dieser Stelle

Myxomyceten auch bei innigstem Contact nicht[1]), während die Plasmodien derselben Art sich leicht vereinigen. Bei den Schwärmzellen von Aethalium etc. tritt die Verschmelzung freilich erst in einem gewissen Entwickelungsstadium ein[2]). Bei Dictyostelium und anderen Acrasieen unterbleibt dagegen die Verschmelzung dauernd, obgleich sich die gleichartigen Amöben aneinander schmiegen und ein Aggregationsplasmodium bilden[3]). Ferner verschmelzen die Samenfäden nicht unter sich, wohl aber mit der Eizelle, in der dann weiter die Vereinigung des männlichen und weiblichen Kerns vor sich geht[4]). Die Bastardirungen zeigen zugleich, dass auch die Plasmakörper verschiedener Arten verschmelzen können, und vielleicht tritt eine Verschmelzung der Plasmaverbindungen ein, wenn sich bei der Transplantation verschiedene Arten erfolgreich vereinigen[5]).

Da zum Zusammenfliessen, ausser einer (mindestens localen) innigen Berührung, die Ueberwindung der Oberflächenspannung nothwendig ist, so kann auch bei todten Massen die Verschmelzung auf verschiedene Weise erschwert oder verhindert werden. So genügt bekanntlich eine geringe Verunreinigung der Oberfläche, um die Vereinigung von Quecksilbertropfen etc. zu hemmen. Ein solches Resultat wird überhaupt erzielt, wenn die relativen Spannungsverhältnisse bewirken, dass sich nach physikalischen Gesetzen eine äusserst dünne Schicht des Zwischenmediums als trennende Zone erhält (bezw. eindrängt[6]). Ferner zeigt das Verhalten der erstarrten Gelatine, dass schon durch eine entsprechende Cohäsionssteigerung der peripheren Schicht eine Verschmelzung vermieden werden kann. Es ist also von Fall zu Fall zu entscheiden, ob etwa die Secretion einer dünnen Gallerthülle, oder irgend eine Regulirung der Oberflächenspannung, oder andere Mittel angewandt werden, um die Verschmelzung der an sich gleichartigen Protoplasten zu verhindern, bezw. einzuleiten.

Thatsächlich wissen wir nicht zu sagen, wie es kommt, dass nach Klebs[7]) die Gameten von Protosiphon botryoides nicht copuliren, wenn sie bei 26—27 C. zur

---

ist auch zum Theil auf die Plasmaverschmelzung Rücksicht genommen. Ueber das Zusammenführen von Zellen etc. vgl. Bd. II, § 155.

1) Siehe z. B. Cienkowski, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 337; L. Celakovsky, Flora 1892, Ergzbd. p. 215. Letzterer fand, dass auch dann kein Verschmelzen eintritt, wenn ein Plasmodiumstückchen in den Protoplasten einer anderen Art aufgenommen wird.

2) Da der Eintritt dieses Entwickelungsstadiums von Aussenbedingungen abhängt (vgl. Bd. II, § 57), so kann nach Klebs (Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 196) durch geeignete Culturbedingungen erzielt werden, dass die Verschmelzung der Schwärmer und somit die Bildung eines Plasmodiums dauernd unterbleibt.

3) Vgl. Zopf in Schenk's Handbuch d. Botanik 1887, Bd. III, 2, p. 22; G. Potts, Flora 1902, Ergzbd. p. 281 und die an diesen Stellen citirte Literatur. Ueber die Ursachen des Zusammenwanderns siehe Bd. II, § 155.

4) Beachtenswerth ist, dass nach dem Eindringen eines Samenfadens sehr bald Veränderungen an der Oberfläche der Eizelle vor sich gehen, die das Eindringen weiterer Samenfäden verhindern. Die Sistirung dieser Veränderungen verursacht offenbar, dass, wie R. Hertwig (O. Hertwig, Zelle u. Gewebe 1893, p. 93) fand, bei Einwirkung von Chloralhydrat eine Anzahl von Samenfäden in ein Seeigelei eindringt.

5) Vgl. Bd. II, p. 219, sowie Strasburger, Jahrb. f. wiss. Bot. 1901, Bd. 36, p. 586, 592; A. Meyer, Bot. Zeitung 1902, p. 173.

6) Näheres bei Quincke, Pflüger's Archiv f. Physiolog. 1879, Bd. 19, p. 129; Berthold, Protoplasmamechanik 1886, p. 107; Rhumbler, Biolog. Centralbl. 1898, Bd. 18, p. 115. Eine Folge der Spannungsänderungen ist es auch, dass die Vereinigung von Oeltropfen in reinem Wasser schwer, in alkoholhaltigem Wasser aber leicht erfolgt.

7) Klebs, Bedingungen d. Fortpflanzung 1896, p. 209.

Entwickelung kommen und ausschwärmen, und dass bei den Schwärmzellen von Aethalium erst allmählich die Verschmelzungsfähigkeit eintritt. Wenn sich aber nach Townsend[1]) die durch Plasmolyse getrennten Plasmamassen, trotz der Aneinanderpressung, nach der Aufhebung der Plasmolyse öfters nicht vereinigen, so wird dieses offenbar durch die Zwischenlagerung einer geringen Menge todter Substanz bewirkt, die bei der Zerstörung der Verbindungsfäden entstand. Bei den Plasmodien eines Myxomyceten wird dagegen das Verschmelzen sogar durch eine ansehnliche Schicht von Fremdkörpern nicht verhindert, weil diese durch die ausgesandten Pseudopodien durchbrochen und auf diese Weise der Contact zwischen den getrennten Plasmamassen hergestellt wird. Das Ectoplasma bildet aber desshalb kein Hinderniss für die Verschmelzung, weil seine höhere Cohäsion bei der Einführung in das Innere des Protoplasmas verloren geht (II, p. 718). Uebrigens wird, wo es darauf ankommt, sogar die Zellwand weggelöst, und hierdurch die Berührung und die Verschmelzung der bis dahin getrennten Protoplaste ermöglicht. Andererseits wird bei der Zelltheilung nicht nur durch Einschnürung, sondern auch auf andere Weise (Einschiebung von trennenden Massen etc.) die Trennung von Protoplasten (auch ohne Zellhautbildung) ausgeführt.

Alle diese Erörterungen gelten auch für die Chlorophyllkörner (ebenso für Zellkerne etc.), deren Zusammenfliessen wohl theilweise schon durch die Herstellung und Erhaltung einer trennenden cytoplasmatischen Zwischenmasse verhindert wird (II, p. 745). Jedenfalls folgt aus dem Unterbleiben der Verschmelzung nicht, dass den bezüglichen Plasmamassen die Mischungsfähigkeit abgeht, welche also auch fremdartigen Protoplasten zukommen kann, die sich unter normalen Verhältnissen nicht vereinigen.

Austausch von festen Theilen. Dem Wesen der Sache nach handelt es sich bei dem Protoplasten, wie bei der symbiotischen Vereinigung von fremdartigen Organismen, um ein wechselseitiges Zusammenwirken und Zusammenhalten differenter Theile (I, p. 47; II, § 48—50). Diese Analogie tritt uns besonders schön entgegen, wenn wir z. B. Infusorien betrachten, in deren Protoplasma kleine Algen symbiotisch wohnen (II, p. 211). Da unter diesen Umständen bei dem Wachsen und Vermehren (analog wie bei einer chlorophyllhaltigen Pflanze) der symbiotische Zusammenhalt dauernd erhalten bleibt, während andere aufgenommene Fremdkörper zumeist früher oder später ausgestossen werden, so bedarf es also besonderer Bedingungen und Wechselwirkungen, um das Ausstossen der besagten Algen, ebenso der Chlorophyllkörper und der anderen Organe des Protoplasten, zu vermeiden[2]). Eine solche Tendenz zum Ausstossen der Fremdkörper besteht übrigens auch bei den hautumkleideten Zellen, bei denen ein Austausch zwischen Protoplasma und Zellsaft möglich ist, der nur die innerhalb der Zelle gebildeten Fremdkörper (Krystalle von Calciumoxalat u. s. w.) betreffen kann.

Diese Aufnahme und Ausgabe von festen Körpern wird, wie schon mitgetheilt ist (I, § 19), augenscheinlich durch die mit der Bewegungsthätigkeit verknüpften mechanischen Wirkungen herbeigeführt. Die Erfahrung, dass die Aufnahme in der Regel nicht eintritt, wenn Partikel verschiedenartiger Körper mit der nicht

1) Townsend, Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, Bd. 30, p. 495. — Falls ein dünner Plasmafaden zwischen den separirten Plasmapartieen erhalten bleibt, erfolgt bei der Aufhebung der Plasmolyse stets Verschmelzung, da eine locale Vereinigung ausreicht, um eine vollständige Verschmelzung herbeizuführen.

2) Pfeffer, Aufnahme u. Ausgabe ungelöster Körper 1890, p. 174.

(amöboid) bewegungsthätigen Oberfläche eines plasmolysirten Protoplasten (nach Aufschneiden der Zellhaut) in Contact kommen, spricht dagegen, dass schon allein durch die relativen Spannungs- und Ausbreitungsverhältnisse die physikalischen Bedingungen für den Import des Fremdkörpers geschaffen werden[1]). Jedoch ist ein solches Hineinziehen möglich und kommt z. B. dann zu Stande, wenn ein Körper mit einem in Wasser befindlichen Chloroformtropfen in Berührung kommt, auf dem sich das Chloroform (unter Verdrängung des Wassers) ausbreitet, so dass derselbe von dem Chloroform umflossen wird. Auf diese Weise wird in der That ein mit Schellack überzogenes Glasfädchen in einen Chloroformtropfen aufgenommen und nach Weglösen des Schellacks wieder ausgestossen, weil nunmehr (nachdem eine Spitze des Fadens die Oberfläche des Tropfens durchbrochen hat) infolge der veränderten Spannungs- und Ausbreitungsverhältnisse das Chloroform von dem Wasser verdrängt wird[2]).

Es wäre also denkbar, dass durch die Verdauung im Inneren des Protoplasmas zugleich die physikalischen Bedingungen für das Ausstossen der unverdaulichen Reste hergestellt werden. Derartige Verhältnisse können aber bei dem Plasmodium der Myxomyceten keine wesentliche Rolle spielen, da nicht nur verdauliche, sondern auch unverdauliche Körper, die (wie Sandkörnchen, Zinnoberkörnchen etc.) keine Veränderung erfahren, anscheinend in gleicher Weise und mit gleicher Leichtigkeit aufgenommen und wieder ausgestossen werden (Pfeffer, l. c.). Zudem führt eine Berührung mit den ruhenden Partieen des Ectoplasmas nicht zur Aufnahme der Körper, die in der Regel nur an den sich amöboid bewegenden Theilen des Plasmodiums erfolgt. Natürlich ist nicht ausgeschlossen, dass unter Umständen auch durch besondere Eigenschaften und reactionelle Actionen die Aufnahme oder Ausgabe von festen Partikeln veranlasst oder begünstigt wird.

Abschnitt II.

Beeinflussung der locomotorischen Bewegungen und Plasmabewegungen durch äussere Factoren.

§ 141. Allgemeines.

Da die in diesem Kapitel behandelten Bewegungen vitale Actionen sind, so sind sie, in gleichem Sinne wie andere Bewegungsvorgänge, von den Aussenbedingungen abhängig und werden somit durch diese modificirt und dirigirt[3]). Bei den allgemeinen Betrachtungen ist auch schon öfters auf die locomotorischen

---

1) Auf diese Weise soll nach Rhumbler (Archiv f. Entwickelungsmechanik 1898, Bd. 7, p. 224) allgemein die Aufnahme und Ausgabe fester Partikel verursacht und geregelt werden.

2) Rhumbler, l. c. p. 250. Bei diesem Forscher ist Näheres über diese und ähnliche Vorgänge nachzusehen.

3) Siehe Bd. II, § 20, 21, 63, 77, 105, 107—109.

Organismen Rücksicht genommen, deren lebhafte Thätigkeit und Actionsfähigkeit es ermöglichen, dass auf eine Veränderung in den Aussenbedingungen schnell, oft fast augenblicklich, mit einer physiologischen Reaction geantwortet wird (II, p. 354, 620). Ebenso wie die freien Ortsbewegungen hängen die Bewegungen im Innern des Protoplasten nicht von der Wachsthumsthätigkeit ab, und desshalb treten diese intraplasmatischen Reactionen auch in ausgewachsenen Zellen ein, die als Ganzes unfähig sind, eine Bewegung oder Bewegungsreaction auszuführen. Die zähflüssige und plastische Eigenschaft des Protoplasmas ermöglicht aber, dass, wie schon besprochen wurde (II, § 137, 140), durch die äusseren Eingriffe weitgehende mechanische und physiologische (reversible) Umlagerungen und Deformationen herbeigeführt werden (vgl. z. B. II, § 140).

Uebrigens ist schon früher (II, p. 355, 547) betont, dass wir die Locomotionen, somit auch die locomotorischen Reactionen, nur aus practischen Rücksichten getrennt behandeln. Da aber die allgemeinen Erörterungen in principieller Hinsicht für alle Reactionen, also auch für die der freibeweglichen Organismen gelten, so haben wir im Folgenden wesentlich nur Thatsächliches über die besonderen Eigenthümlichkeiten zu berichten. Insbesondere kann es sich bei den formalen und allen den Factoren, durch welche das Ausmaass der Bewegungsthätigkeit beeinflusst wird, in der Hauptsache nur um die Angabe der specifischen Bedürfnisse (also auch der Lage von Minimum, Maximum, Optimum etc.) handeln. Auf die durch die einseitige (tropistische) Angriffsweise erzielten Reizbewegungen müssen wir indess etwas näher eingehen, um einmal diese zum Theil sehr auffälligen Reactionen der freibeweglichen Organismen zu charakterisiren, und um ferner darzuthun, wie die Lenkung und Ansammlung dieser Organismen nach und an bestimmten Zielen auf verschiedene Weise herbeigeführt wird.

In Bezug auf die Bewegungen im Protoplasma werden wir uns im wesentlichen auf die Beeinflussung der Protoplasmaströmung und auf einige auffällige Deformationen, sowie auf die tropistischen Bewegungen der Chloroplasten (und zum Theil des Zellkerns) beschränken. Denn wenn auch eine jede autogene oder aitiogene Modification des Wachsens und Bewegens eine Veränderung der Thätigkeiten und Constellationen im Protoplasma anzeigt, so ist doch über die internen Vorgänge zumeist nichts Näheres bekannt. Zudem dürften die wahrnehmbaren Bewegungen, soweit eine Verkettung mit den äusserlich sichtbaren Wachsthums- und Bewegungsvorgängen besteht, am besten in Verbindung mit diesen Vorgängen behandelt werden. Uebrigens ist z. B. bereits an anderer Stelle (II, § 12, 140) darauf hingewiesen, dass der Process der Zell- und Kerntheilung nicht nur zeitlich, sondern auch qualitativ durch die Aussenfactoren beeinflusst werden kann. Ferner wurde schon (II, p. 736) über die Beeinflussung der Pulsation der Vacuolen durch die Aussenverhältnisse berichtet.

Wir setzen hier, ebenso wie bei der Behandlung anderer Bewegungsthätigkeiten, die Actionsbefähigung voraus, gehen also nicht auf die Umstände und die Bedingungen ein, durch die das bewegungsfähige Stadium geschaffen oder erhalten wird. Es ist aber allgemein bekannt, dass die Samenfäden der Farne etc., die Schwärmzellen verschiedener Algen u. s. w. nur in gewissen Entwickelungsphasen (transitorisch) auftreten, und wir haben früher gesehen, dass die Bildung mancher

Schwärmzellen durch die Aussenbedingungen gänzlich verhindert werden kann[1]). Durch diese ist es andererseits möglich, bei Bacterien, Flagellaten, Myxomyceten etc. die Entstehung der Ruhezustände zu unterdrücken und somit diese Organismen dauernd in einem bewegungsthätigen Zustand zu erhalten. Dagegen ist z. B. bei den Samenfäden die Dauer des Lebens und der Bewegungsthätigkeit begrenzt und kann demgemäss durch das Ausmaass der Temperatur etc. nur in gewissen Grenzen zeitlich verlängert oder verkürzt werden. Eine solche Verkürzung der Schwärmzeit wird bei den zu Vermehrungszwecken dienenden Zoosporen verschiedener Algen auch durch Beleuchtung hervorgerufen (II, § 144).

Natürlich können die Erfahrungen über die Bedeutung der Aussenfactoren für Wachsthum und Gedeihen nur in allgemeinen Zügen und bis zu gewissem Grade einigen Aufschluss über die specifisch verschiedene Abhängigkeit der locomotorischen und intraplasmatischen Bewegungen von den Aussenbedingungen geben. So lässt sich z. B. aus der Lage der Grenzwerthe in Bezug auf Wachsthum und Gedeihen im allgemeinen ersehen, ob das Maximum für die Bewegungsthätigkeit bei niederer oder höherer Temperatur etc. liegt, und es ist einleuchtend, dass nur die anaeroben Organismen dauernd ohne Sauerstoff bewegungsthätig sein können. Eine nähere Präcisirung der specifischen Aussenbedingungen, sowie der Lage von Minimum, Optimum und Maximum, kann aber in Bezug auf die uns hier beschäftigenden Bewegungsthätigkeiten, sowie in Bezug auf andere Partialfunctionen, nur empirisch ermittelt werden. Factisch werden diese Bewegungen nach dem Auswachsen der Zelle fortgesetzt. Auch lässt sich in gewissen Fällen durch äussere Einflüsse die Bewegungsthätigkeit (bezw. das Wachsen) sistiren, ohne dass das Wachsthum (bezw. die Bewegungsthätigkeit) still steht.

So gedeihen nach A. Fischer[2]) verschiedene Bacterien noch in concentrirten Lösungen, in denen, trotz der Ausbildung der actionsfähigen Cilien, keine Bewegung zu Stande kommt. Diese unterblieb auch, als Ritter[3]) facultativ anaerobe Bacterien im sauerstofffreien Raume cultivirte, obgleich bei Zutritt von Sauerstoff sogleich die Bewegungsthätigkeit von den actionsfähigen Organismen aufgenommen wurde. Vermuthlich werden in vielen Fällen Maximum und Minimum für das Wachsthum etwas höher oder tiefer liegen, als für die locomotorischen und plasmatischen Bewegungen.

Ohne Wachsthum und Vermehrung ist natürlich eine unbegrenzte Fortdauer des Lebens und somit des Bewegens unmöglich. Mit dem Auswachsen

---

1) Vgl. Bd. II, § 57. Ueber die Züchtung von bewegungsfähigen oder unbeweglichen Rassen siehe Bd. II, p. 243.

2) A. Fischer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 48, 153. Ein gleicher Erfolg wird auch durch bestimmte Gaben von Carbolsäure etc., überhaupt durch ein gewisses Ausmaass von Einflüssen erzielt, die bei etwas intensiverer Einwirkung die Entwickelung hemmen. Vermuthlich wird ein solches Resultat auch durch eine dem Maximum nahe liegende Temperatur herbeigeführt werden. Die Angaben von T. Matzuschita (Centralbl. f. Bacteriolog. II. Abth., 1901, Bd. 7, p. 209) lassen unentschieden, in wie weit die Bewegungslosigkeit durch die Entstehung von cilienfreien Entwickelungsstadien verursacht wurde. — Nach D. Ellis (ebenda 1902, Bd. 9, p. 546) wird öfters die Bewegungslosigkeit durch die Production von Schleim verursacht, der mechanisch hemmend wirkt.

3) G. Ritter, Flora 1899, p. 337.

wird aber selbstregulatorisch die Wachsthumsthätigkeit ausgeschaltet, die vermuthlich auch bei bestimmten Einwirkungen (abgesehen von der mechanischen Hemmung) früher zum Stillstand kommt, als die Locomotion und die Plasmabewegungen. Diese vermögen aber, ebenso wie das Wachsen etc., unter Umständen eine kurze oder auch eine längere Zeit unter Bedingungen auszuhalten, in denen auf die Dauer weder die Bewegungsthätigkeit noch die Existenz des Organismus möglich ist (II, p. 280). Es sei nur daran erinnert, dass die Bewegungen nicht sogleich in einer supramaximalen oder in einer inframinimalen Temperatur still stehen (II, § 143), dass sich einige obligat aerobe Organismen nach der Entziehung von Sauerstoff zunächst noch bewegen oder Protoplasmaströmung zeigen, und dass die Bewegungen der anaeroben Bacterien bei Zufuhr von Sauerstoff eine gewisse Zeit anhalten (II, § 148). Uebrigens sind derartige Thatsachen, sowie einige Erfahrungen über die Separation von Wachsthumsthätigkeit und Krümmungsbewegungen bereits früher mitgetheilt[1]). Bei dieser Gelegenheit ist auch gezeigt, dass sich in gewissen Fällen die Perceptionsfähigkeit für gewisse Reize ohne die Sistirung der Actionsfähigkeit aufheben lässt und umgekehrt. Dem entsprechend ist auch in einigen Fällen die Sistirung der tropistischen Sensibilität (durch Aether etc.) ohne die Aufhebung der Locomotion gelungen (II, § 148), und vermuthlich werden mit der Zeit vielfach analoge Verhältnisse aufgedeckt werden. Ohnehin ist bei verschiedenen Arten eine weitgehende Veränderlichkeit und zuweilen ein völliges Schwinden der Sensibilität beobachtet worden.

Nach den allgemeinen Erfahrungen über die formalen Bedingungen ist es selbstverständlich, dass auch die hier behandelten Bewegungen durch eine genügende Senkung der Temperatur zum Stillstand gebracht, also durch die Steigerung der Temperatur wiederum erweckt werden können. Dagegen gehen die meisten locomotorischen und intraplasmatischen Bewegungen, wie viele andere Bewegungen (II, p. 76, 531), auch im Dunkeln von statten. Indess werden die Purpurbacterien, die sich im Dunkeln normal entwickeln, in der Regel erst durch Lichtzutritt zur Bewegungsthätigkeit veranlasst und durch Lichtentziehung wieder, in Bezug auf die Bewegung, in einen Starrezustand versetzt (II, § 144)[2]). Ferner kommen die Plasmaströmungen zwar nicht unter normalen Verhältnissen, wohl aber bei gleichzeitigem Einfluss einer gewissen Aethermenge im Dunkeln zum Stillstand, so dass unter diesen Umständen (in dieser Stimmung) durch Lichtentziehung Lähmung, durch Beleuchtung Erregung der Bewegungsthätigkeit verursacht wird (II, § 144).

Uebrigens gelten die allgemeinen Erörterungen über Bedeutung und Wirkung der Aussenfactoren (II, § 20, 63, 77, 105) nicht nur für die nothwendigen

---

1) Bd. II, § 105, 121. — Ueber die Separation von Zell- u. Kerntheilung siehe Bd. II, § 12.

2) Dahin gehören auch die facultativ anaëroben Bacterien, die nur bei Zutritt von Sauerstoff bewegungsthätig werden (II, p. 750). Man kann in solchen Fällen von phototonischen oder thermotonischen Wirkungen oder mit Engelmann (vgl. II, p. 361 Anm.) von Photokinese, Chemokinese etc. reden. — Die Beruhigung gewisser Schwärmzellen durch das Licht (II, § 144), der Zoosporen von Saprolegnia durch Fleischextract (Pfeffer, Untersuch. a. d. Botanisch. Institut zu Tübingen 1884, p. 467; Rothert, Flora 1901, p. 374) beruht dagegen auf einer Abkürzung der grossen Periode dieses Entwickelungsstadiums.

(formalen) Bedingungen, sondern auch für unnöthige und ungewöhnliche Eingriffe, sowie auch in Bezug auf die Uebergangsreize, die Accommodation u. s. w. Zu den Eigenheiten der Locomotionen und der Plasmaströmung gehört es z. B., dass sie, wie auch gewisse andere Bewegungen, durch Aether, Chloroform etc. sistirt werden. Ebenso scheint durch inframaximale Dosen von Aether und anderen schädlichen Stoffen etc. häufig eine gewisse Beschleunigung der hier behandelten Bewegungen veranlasst zu werden[1]).

Weiter ist früher (II, p. 364, 478, 504, 514) allgemein hervorgehoben, dass durch den schnellen Wechsel der Aussenbedingungen oder durch plötzliche Eingriffe (gleichviel ob dadurch eine bleibende Veränderung der Aussenbedingungen hergestellt wird oder nicht) wohl allgemein eine kurze oder auch länger anhaltende Störung (Uebergangsreaction) hervorgerufen wird, die z. B. durch Erregung oder Lähmung der Thätigkeit (oder auch beider nacheinander) bemerklich wird. Analoges findet man auch bei den hier besprochenen Bewegungen, unter denen insbesondere die schnellen Locomotionen die Wahrnehmung von sehr kurzen transitorischen Störungen gestatten, die in anderen Fällen sich leicht der Beobachtung entziehen oder auch wegen der langsamen Actionsfähigkeit nicht zur Ausbildung kommen. Bei solchen Organismen wird wohl auch durch die plötzliche Uebertragung in eine supramaximale Temperatur oder in einen zu sauerstoffarmen Raum etc., überhaupt durch die plötzliche Herstellung von schädlichen und tödtlichen Bedingungen, vorübergehend ein besonders lebhaftes Herumschiessen hervorgerufen, das an die verzweifelten Anstrengungen erinnert, die ein Thier ausführt, das sich tödtlichen Einflüssen zu entziehen sucht. Uebrigens bringt es die specifisch verschiedene Empfindlichkeit mit sich, dass der eine Organismus ansehnlich, der andere nicht merklich reagirt, dass ferner bei einem Organismus verschiedenartige, bei einem anderen nur bestimmte Veränderungen (Uebergangsreize) eine erhebliche Uebergangsreaction hervorrufen.

Ferner wird durch Temperaturschwankungen, Lichtwechsel, Concentrationswechsel, vorübergehende Chloroformwirkung, Verwundung, überhaupt durch verschiedenartige Einwirkungen in vielen Fällen die Hervorrufung (bezw. Beschleunigung) der Plasmaströmung bewirkt, die je nach der Reizintensität etc. nur kurz oder, insbesondere nach einer Verwundung, lange, unter Umständen sogar bis zum Absterben anhält (II, § 153). Ein solcher Erfolg ist immer das Resultat einer complicirten Reaction, und so ist es nicht überraschend, dass durch die plötzliche Veränderung der Temperatur, der Concentration, des Druckes etc. öfters eine vorübergehende Beschleunigung oder Hemmung (bezw. beides) einer bereits thätigen Plasmaströmung verursacht wird[2]). Die genannten und andere Veränderungen und Eingriffe pflegen ferner bei den sich amöboid bewegenden Protoplasten ein Abrundungsbestreben (eine contractorische Thätigkeit) hervorzurufen, auf das zuweilen eine gesteigerte, expansorische Thätigkeit folgt (vgl. II, § 136, 137).

Weiter wird auf verschiedene Weise (durch Uebergang in ein anderes

---

1) Ueber solche Wirkungen auf Wachsen, Stoffwechselthätigkeit etc. siehe Bd. II, p. 228; I, p. 373, 408, 575.

2) Verschiedene Beispiele sind in den folgenden Paragraphen zu finden.

Medium, durch Contact etc.) verursacht, dass sich die Wimpern von Chlamydomonas plötzlich gerade strecken und dadurch ein Zurückschnellen dieses Organismus bewirken, der in dem homogenen Medium nach einer oder einigen Secunden die Wimperthätigkeit und die Fortbewegung wieder aufnimmt[1]). Bei Bacterium photometricum wird eine solche Schreckbewegung besonders durch eine plötzliche Lichtabnahme ausgelöst (II, § 144). Da somit dieses Bacterium zurückprallt, und zwar um das 10—20 fache seiner Länge, wenn es durch seine Fortbewegung an die Grenze eines beleuchteten Areales gelangt, so wird dieser Organismus in einem Lichtfelde festgehalten, und sammelt sich allmählich massenhaft an, weil die Schreckbewegung nur bei dem Uebergang von Licht in Dunkelheit eintritt (II, § 142). In analoger Weise ruft bei vielen Bacterien, bei manchen Flagellaten, Infusorien etc. der Uebergang aus der concentrirteren in die verdünntere Lösung ein Zurückprallen und hierdurch eine Anhäufung in dem concentrirteren Medium hervor[2]). Auch dieses Reactionsvermögen ist in specifisch verschiedenem Grade und nicht immer in einer merklichen Weise ausgebildet. Uebrigens ist z. B. mit einer ausgezeichneten Empfindlichkeit gegen den Concentrationswechsel öfters keine merkliche Empfindlichkeit (Reaction) gegen eine plötzliche Lichtschwankung verknüpft und umgekehrt.

Die Erfahrungen, dass die Schreckbewegung bei Bacterium photometricum nur bei dem Uebergang von Licht in Dunkelheit, bei Pelomyxa palustris (II, § 144) dagegen nur bei dem Uebergang vom Dunkeln in das Helle ausgeführt wird, dass ferner gewisse Bacterien u. s. w. nur bei dem Uebergang von der concentrirteren zur verdünnteren Lösung zusammenschrecken, sind schöne Beispiele dafür, dass der umgekehrte Wechsel nicht denselben Erfolg hervorruft. Eine derartige Differenz kommt ferner darin zum Ausdruck, dass eine auffällige Deformation des Protoplasmas nicht bei der Erhöhung der Temperatur bis zum Maximum, wohl aber bei der Rückkehr auf die normale Temperatur eintritt (II, § 143). Ebenso wird eine Deformation nicht durch den Uebergang zu einer inframinimalen Temperatur, wohl aber durch die Wiedererwärmung hervorgerufen. Uebrigens wurde schon früher (II, p. 478, 504) auf analoge physiologische Verhältnisse hingewiesen, und zugleich darauf, dass auch Apparate bekannt und construirbar sind, bei welchen durch die progressive Veränderung ein anderer Erfolg ausgelöst wird, wie durch die gleichgrosse, regressive Veränderung.

§ 142. Allgemeines über tropistische Reizungen.

Auch bei vielen freibeweglichen Organismen ist eine specifisch verschiedene tropistische Sensibilität ausgebildet, und es wurde bereits (II, p. 347) betont, dass mit Phototaxis, Chemotaxis etc. nur gekennzeichnet sein soll, dass die tropistische Reaction nicht durch eine Krümmungsbewegung, sondern mittelst der

---

1) Pfeffer, l. c. p. 444.

2) Näheres II, § 142, 149. Ob bei diesen Schreckbewegungen vorübergehend die Wimperbewegung aufhört, ist unbekannt. Nach A. Fischer (Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 76) wird bei dem plötzlichen Wechsel der Concentration die Thätigkeit der Cilien transitorisch sistirt.

zur Verfügung stehenden freien Ortsbewegung ausgeführt wird. Uebrigens ist schon darauf hingewiesen, dass es eine scharfe Grenze zwischen den tropistischen Reactionen der freibeweglichen und der festgewurzelten Organismen schon desshalb nicht giebt, weil unter Umständen, nach der Fixirung der Basis (in analoger Weise wie bei einem Menschen), durch den tropistischen Reiz nicht mehr die übliche locomotorische Reaction, sondern hauptsächlich oder allein eine Neigung oder Krümmung des Körpers ausgelöst wird (vgl. auch II, p. 354).

Sofern aber durch den tropistischen Reiz eine bestimmte Orientirung der Hauptachse des Körpers zur Reizrichtung veranlasst und erhalten wird, so ist damit auch eine bestimmte Bewegungsrichtung des locomotorischen Organismus gesichert, da dieser (zumeist) in der Richtung der Hauptachse fortrückt und demgemäss seine Bewegungsrichtung nicht ändert, so lange die bestimmte Orientirung der Körperachse fortbesteht (II, § 134). Wird also z. B. die Körperachse parallel zur Angriffsrichtung des Tropisticums orientirt, so werden sich allmählich alle positiv phototactischen Schwärmer an der beleuchteten Seite eines Glastroges sammeln, ebenso werden die positiv chemotactischen Schwärmer in eine Capillare wandern, von der aus sich das Chemotropicum diffundirend ausbreitet (vgl. II, § 145, 149).

Jedoch kann eine locale Ansammlung auch ohne eine solche Dirigirung der Bewegungsrichtung dadurch zu Stande kommen, dass der locomotorische Organismus z. B. ungehindert in eine heller beleuchtete Zone oder in die concentrirtere Lösung (z. B. in eine mit dem Chemotropicum gefüllte Capillare) eindringt, aber durch die schon (II, p. 753) erwähnte, einseitige Uebergangsreizung (Schreckbewegung) verhindert wird, aus dem helleren Raume oder aus der concentrirteren Lösung (aus der Capillare, aus einem Tropfen etc.) auszuwandern. Denn da sich die umherschwimmenden Organismen ohne eine directive Wirkung gleichmässig im Wasser vertheilen, so wird ein locales Festhalten eine Ansammlung verursachen, gleichviel, ob das Festhalten auf mechanische Weise (durch Festkleben, Abtödten etc.) oder durch eine physiologische Reaction bewirkt wird. In analoger Weise hat auch die Zurückhaltung eines Stoffes in einer Zelle etc. zur Folge, dass schliesslich die gesammte Menge dieses Stoffes aus der umgebenden (begrenzten) Flüssigkeitsmenge in die Zelle übergeführt wird (II, § 22).

Durch eine solche einseitige Uebergangsreizung (Schreckbewegung) wird unter anderm die Ansammlung des Bacterium photometricum in einem Lichtpunkt, sowie die Ansammlung verschiedener Bacterien und Infusorien (durch chemische oder osmotische Reizwirkung) in der concentrirteren Lösung herbeigeführt[1]). Dagegen wird durch die typische tropistische Richtung der Körperachse z. B. die phototactische Bewegung und Ansammlung der Schwärmsporen vieler Algen, die chemotactische Ansammlung der Samenfäden gewisser Pflanzen, der Schwärmer von Saprolegnia und verschiedener Flagellaten u. s. w., die geotactische, sowie die galvanotactische Bewegung verschiedener Organismen bewirkt.

In beiden Fällen handelt es sich um den Erfolg von Reizungen, welche durch die Anomogenität der Aussenwirkung ausgelöst werden, die aber auf einer

---

1) Vgl. II, p. 753. Nähere Angaben über dieses und das Folgende sind in § 143—155 zu finden.

verschiedenartigen Unterschiedsempfindung beruhen[1]. Denn während die fraglichen Schreckbewegungen durch eine Uebergangsreizung hervorgerufen werden und sich demgemäss so oft wiederholen, als durch die plötzliche Veränderung der Aussenverhältnisse oder durch den Ortswechsel des Organismus die Bedingungen für diese transitorische Reizung hergestellt werden, liegt in dem typischen tropistischen Richtungserfolg eine Gleichgewichtslage vor, die sich bei voller Constanz des tropistischen Einflusses, also auch ohne einen Platzwechsel des Organismus, erhält (II, § 125). Damit hängt es zusammen, dass der derartig gerichtete, locomotorische Organismus nach einem bestimmten Ziele steuert, während die Ansammlung durch die Uebergangsreizung darauf beruht, dass diejenigen Individuen zurückgehalten werden, die bei ihrem allseitigen Herumschwärmen zufällig an den Sammelpunct (in die physiologische Falle) gerathen.

Wendet man aber, wie es von uns geschieht (II, p. 547), »Tropismus« als Collectivbezeichnung für alle physiologischen Reactionen an, bei welchen durch die anomogene (einseitige) Angriffsweise eines Agens (gleichviel welcher Art die veranlassenden und vermittelnden sensorischen und motorischen Processe sind) eine bestimmte Orientirung und Gruppirung herbeigeführt wird, so darf man auch die Ansammlung (Orientirung) durch die Uebergangsreizung (Schreckbewegungen) als einen besonderen Fall der mannigfaltigen tropistischen Reizerfolge ansehen, den man Phobotaxis[2] (dgl. Photophobotaxis, Chemophobotaxis) benennen kann. Sofern es nöthig erscheint, schlage ich vor, für die tropistischen Reactionen, die durch einen typischen Richtungsreiz veranlasst werden, die Bezeichnung Topotropismus (Topotaxis) anzuwenden.

Ohne Frage wird man bei weiterer causaler Aufklärung der tropistischen Processe noch andere specifische Verschiedenheiten kennen lernen und dann

---

1) Ueber die Reizbedingungen und die Unterschiedsempfindung bei den typischen Richtungsbewegungen siehe Bd. II, § 125. Es bedarf keiner besonderen Erörterung, dass und warum auch die Uebergangsreizung auf einer Unterschiedsempfindung beruht.

2) Die Bezeichnung »Phobismus« wurde von Massart (Biolog. Centralbl. 1902, Bd. 22, p. 49) für Schreckbewegungen eingeführt. Diese werden aber auch durch eine diffuse Schwankung der Beleuchtung etc. ausgelöst, und es wird somit durch »phobische Taxis« oder »Phobotaxis« im näheren angezeigt, dass es sich um die Ansammlung durch eine Anomogenität des umgebenden Mediums handelt. Die von Rothert (Flora 1901, p. 393) angewandte Bezeichnung »apobatisch« lässt sich nicht gut mit Taxis zu einem zusammengesetzten Worte vereinen. Da aber »Strophismus« bereits für Torsionsbewegungen vergeben ist (II, p. 549), so kann man nicht wohl als strophische Taxis (bezw. als Strophotaxis), wie es Rothert (l. c.) thut, die typischen tropistischen Richtungserfolge bezeichnen, für welche ich desshalb »Topotaxis«, also ein Wort vorschlage, mit dem angedeutet ist, dass es sich um eine auf einen Ort abzielende Richtungsbewegung handelt. Meinerseits halte ich die Verwendung von »Tropismus« als Collectivbezeichnung, die historisch gerechtfertigt ist (vgl. auch II, p. 547 Anm., sowie Rothert l. c. und Bot. Ztg. 1902, Referate p. 17), für zweckentsprechender als die Einschränkung, welche z. B. Massart (l. c. p. 49) und Nagel (Bot. Ztg. 1902, Ref. p. 24) befürworten. Indess handelt es sich immer nur um conventionelle Begriffsbestimmungen, und so ist es zum guten Theil Geschmackssache, ob man »Tropismus« im engeren oder weiteren Sinne anwenden will. Warum aber Nagel (Bot. Ztg. 1901, p. 297, 1902, Ref. p. 24, vgl. Bd. II, p. 630) speziell die phobischen Reactionen als Erfolge der Unterschiedsempfindung bezeichnet, ist nicht recht einzusehen, da doch alle Reizerfolge, die in Folge eines Wechsels oder einer Differenz eintreten, also ebenso die topotactischen Orientirungen auf Unterschiedsempfindungen beruhen. — Ueber Photopathie vgl. Bd. II, p. 649 Anm.

wohl Veranlassung haben, für die verschiedenen Typen, zum Zwecke einer kurzen und bequemen Verständigung, besondere Kunstausdrücke zu schaffen. Ein besonderer Typus würde z. B. auch dann vorliegen, wenn in Folge der anomogenen Beschaffenheit des umgebenden Mediums (analog wie bei einseitiger Berührung eines Oeltropfens mit Seifenlösung) eine bestimmt gerichtete Fortbewegung bewirkt wird (vgl. II, p. 715). Obgleich in diesem Falle (direct) keine physiologische motorische Thätigkeit nothwendig ist, so würden wir ihn doch, nach unserer Begriffsbestimmung, als einen tropistischen Process anzusprechen haben, den man etwa als Argotaxis[1]) bezeichnen könnte. Vielleicht wird eine solche Argotaxis in einigen Fällen nutzbar gemacht, um eine Annäherung oder Entfernung bewegungsloser Zellen zu erzielen (II, § 155), und es wurde schon (II, p. 739) darauf hingewiesen, dass derartige Processe möglicherweise bei der Fortbewegung von Chloroplasten, Zellkernen etc. im Innern der Zelle eine Rolle spielen.

In der Regel ist eine jede physiologische Bezeichnung, die auf Aeusserlichkeiten (z. B. auf dem äusseren Anstoss oder dem Enderfolg) basirt, nur ein Collectivbegriff, und häufig wird bei verschiedenen Organismen ein ähnlicher Erfolg auf differente Weise vermittelt und erzielt. Eine Gruppenbezeichnung ist aber in unserem Falle zur Zeit gar nicht zu entbehren, da nur für einen Theil der beobachteten (und also zu beachtenden) Reactionen ermittelt ist, ob ein topotactischer oder phobotactischer Reizprocess zu Grunde liegt. Es ist dieses übrigens nicht immer leicht zu entscheiden. Zudem resultirt in manchen Fällen der Enderfolg aus dem Zusammengreifen von topotactischen und phobotactischen Reizungen, und schliesslich ist es nicht ausgeschlossen, dass diese beiden Typen durch Bindeglieder verknüpft sind.

Besonders bei kleinen und flinken Organismen vermag nur eine kritische Untersuchung zu entscheiden, ob die Ansammlung durch Topotaxis oder Phobotaxis zu Stande kommt. Denn wenn z. B. eine typische topochemotactische Reizung vorliegt, so eilen durchaus nicht immer alle Individuen auf geraden Bahnen zu der Capillare (der concentrirteren Lösung), und bei schwacher Reizwirkung bedarf es schon einer aufmerksamen Beobachtung, um die tropistische Ablenkung sicher zu stellen. Vor oder in der Capillare aber schiessen die Individuen ebenso herum wie die durch eine phobotactische Wirkung angesammelten Organismen. In der That erweckt das Verhalten von Bacterien nach dem Zuschieben der mit einem Reizstoff gefüllten Capillare zunächst den Eindruck, dass eine chemotactische Ablenkung (Anlockung) stattfindet. So ist es begreiflich, dass erst bei Verwendung von langsam beweglichen Bacterien, und bei einem speciellen Studium des Reactionsvorganges, durch Rothert[2]) ermittelt wurde, dass die Ansammlung der Bacterien durch die phobotactische Reizwirkung herbeigeführt wird.

---

1) ἀργός thatlos, unthätig.

2) Die Ansammlung des Bacterium photometricum durch die photische Schreckbewegung wurde von Engelmann (Pflüger's Archiv f. Physiologie 1882, Bd. 30, p. 95) erkannt. Die chemophobotaktische Ansammlung von Bacterien wurde von Rothert (Flora 1901, p. 393), sowie von H. S. Jennings u. Crosby (American Journal of Physiology 1901, Bd. 6, p. 29) nachgewiesen. Zuvor war schon von Jennings (American Journal of Physiology 1899, II; 1900, III) die phobotactische Reaction und Ansamm-

Vermuthlich wird öfters durch dasselbe Agens eine geringe phobotactische Reactionsfähigkeit neben einer starken und dominirenden topotactischen, ausgelöst und umgekehrt. So mag das Zurückprallen, das man an den ausgezeichnet topisch chemotactischen Samenfäden der Farne beobachtet, wenn sie aus der mit Aepfelsäurelösung gefüllten Capillare zu enteilen suchen, auf einer chemophobotactischen Wirkung beruhen. Auch deuten unter anderm gewisse Beobachtungen an den phototopotactischen Schwärmern von Botrydium darauf hin, dass diese in schwachem Grade photophobotactisch reagiren[1]. Ferner schliessen die Beobachtungen von Rothert nicht aus, dass den chemophobotactischen Bacterien eine gewisse chemotopotactische Empfindlichkeit zukommt, und ich möchte glauben, dass letztere bei einzelnen Arten einen ansehnlichen Werth erreicht.

Sofern aber bei einem Organismus bei jedem Versuche, sich in die verdünntere Lösung zu begeben[2], eine wenn auch nur geringe Schreckbewegung ausgelöst wird, so muss auch ohne eine topotactische Reaction eine Fortbewegung nach der concentrirteren Lösung hin stattfinden, weil der Uebergang in die verdünntere Lösung unmöglich gemacht wird. Es ist aber durchaus nicht nöthig, dass eine Schreckbewegung schon oder allein durch eine diffuse (allseitige) Schwankung verursacht wird[3]. Denn es ist auch denkbar, dass bei einem Organismus, in Folge der Vertheilung seiner specifischen Sensibilität, bei jeder Abweichung von der Orientirung gegen die Reizrichtung eine Schreckbewegung ausgelöst wird, die dem Sinne nach stets der Ablenkung entgegengesetzt gerichtet ist, also auf die Erhaltung einer bestimmten Orientirung gegen das Tropisticum hinarbeitet. Schliesslich könnte man sogar bei den schnell arbeitenden und reagirenden Schwärmzellen die Erhaltung der topotropistischen Lage als das Resultat von solchen bestimmt gerichteten Schreckbewegungen ansehen, die durch jede Abweichung aus der Gleichgewichtslage veranlasst werden.

Wie schon früher (II, p. 572, 624) hervorgehoben wurde, ist es bei gewissen, freibeweglichen Organismen besonders schön zu übersehen, dass durch die Steigerung des Reizanstosses, bei einer specifisch verschiedenen Reizintensität, die bisherige positiv tropistische in eine negativ tropistische Reaction verwandelt wird. Eine solche Umkehrung wird aber nicht nur bei topotactischen Organismen beobachtet, sondern tritt auch bei phobotactischen dadurch ein, dass die Schreckbewegung, nach der Ueberschreitung einer gewissen Concentration, Lichtintensität etc., nicht mehr bei dem Uebergang in die verdünntere, sondern bei dem Uebergang in die concentrirtere Lösung etc. ausgelöst wird. In Folge dieser antagonistischen Reizungen werden also sowohl die topotactischen, als auch die phobotactischen Organismen in einem gewissen

---

lung bei verschiedenen Infusorien und Flagellaten verfolgt worden. Vgl. auch W. Garrey, Centralbl. f. Physiolog. 1900, Bd. 14, p. 105.

1) Siehe die bei Rothert (l. c. p. 386) citirte Literatur. Vgl. ferner Bd. II, § 144.

2) Wenn sich ein phobochemotactischer Organismus, nach Ueberschreitung des Schwellenwerthes, bei jeder Concentration in einer Capillare ansammelt, so zeigt dieses, dass innerhalb dieser Concentrationsgrenzen eine jede Concentrationsabnahme als Reiz wirkt, dass also die Schreckbewegung in einer jeden Diffusionszone ausgelöst wird.

3) Vgl. Rothert, l. c. p. 399.

Abstand von dem Ausgangspunct des Reizanstosses, also in einer Gleichgewichtszone festgehalten, in der aber die rastlos umherschiessenden Individuen keine Ruhelage annehmen[1]).

Speciell bei den einseitig bewimperten (inäquipolaren), topotactischen Schwärmern wird durch die Steigerung der Reizintensität eine Wendung des Körpers und damit eine entgegengesetzt gerichtete topotactische Bewegung verursacht. Infolgedessen schiessen die Schwärmer über die Gleichgewichtszone hinaus, um nach der erneuten Umwendung immer wieder dasselbe Spiel zu wiederholen. Vermuthlich würde aber ein solcher Schwärmer bei der richtigen Reizintensität diatactisch reagiren, wenn er durch Festhalten der Basis gezwungen wäre, in analoger Weise wie eine krümmungsthätige Pflanze, eine fixe Gleichgewichtslage anzunehmen (vgl. II, p. 573). Nach dem Gesagten, und mit Rücksicht auf die ökologische Bedeutung dieser Reactionen, ist es verständlich, dass bei freibeweglichen Organismen in der Regel kein Diatropismus beobachtet wird. Uebrigens stellt sich nach Verworn[2]) das Wimperinfusor Spirostomum ambiguum senkrecht zur Richtung des galvanischen Stroms. Auch nehmen gewisse Desmidiaceen (II, § 145), sowie die Chloroplasten von Mesocarpus (II, § 146) bei einer bestimmten Lichtintensität eine photodiatrope Lage ein. Dagegen wird den an sich parallelophototactischen Diatomeen nur zwangsweise eine plagiophototrope Lage aufgedrängt, wenn die Glasplatte, an der die Diatomeen fortgleiten (II, § 135), schiefwinklig gegen die Angriffsrichtung des Lichtes orientirt ist.

Bei den Diatomeen und anderen äquipolaren Organismen kann natürlich die Umkehrung der Bewegung bei Steigerung der Reizintensität ohne eine Wendung der Hauptachse ausgeführt werden. Zudem wird bei solchen Organismen, die sich normalerweise abwechselnd vorwärts und rückwärts bewegen (II, § 135 etc.), das Wandern nach einem bestimmten Ziele dadurch vermittelt, dass, infolge der topotropistischen Reizung, bei jedem Rhythmus die nach dem Ziele gerichtete Bewegung ansehnlicher ausfällt, als die entgegengesetzt gerichtete Bewegung. Bei den Plasmodien und Amöben (II, § 136) wird dagegen die tropistische Lenkung durch die einseitige Förderung der amöboiden Ausgestaltung erzielt.

Das Zurückprallen (die Rückwärtsbewegung) bei der Schreckbewegung scheint in der Regel, auch bei einseitig bewimperten Schwärmern, mit keiner Umwendung der Körperachse verknüpft zu sein. Wenigstens wurde ein

---

1) Belege finden sich in Bd. II, § 145, 149, 151. Ferner ist in II, § 108, 124, 126 erörtert, wie dieser Wechsel der Reactionsrichtung (bezw. der Sensibilität) aufzufassen ist, und in welchem Sinne man die Gleichgewichtslage als Resultante anzusprechen hat. Es ist aber wohl angemessener, in diesen Fällen von einer intermediären oder antagonistischen Gleichgewichtslage oder auch von einer Indifferenzzone (vgl. übrigens II, p. 572 Anm.) zu reden, als von einem Optimum, bezw. einer optimalen Reizlage. Jedoch ist nicht zu verkennen, dass die graphische Darstellung eine Curve mit einem Maximum liefert, das man in Bezug auf die functionelle Abhängigkeit der Zuwachsbewegung etc. von der Temperatur u. s. w. als Optimum zu bezeichnen pflegt. Vgl. Rothert, l. c. p. 401.

2) Verworn, Allgem. Physiolog. 1901, III. Aufl., p. 480. Von einem transversalen Thigmotropismus kann man wohl auch bei Oxytrichia und anderen Infusorien reden, die mit ihren Bauchwimpern an der Oberfläche von Gegenständen herumlaufen.

solches Verhalten bei dem einseitig bewimperten Bacterium photometricum von Engelmann[1]) beobachtet. Ferner ist bereits mitgetheilt (II, p. 702), dass eine transitorische Rückwärtsbewegung öfters eintritt, wenn eine Schwärmzelle an eine Glasplatte etc. anstösst. Wird aber, wie es gewöhnlich der Fall ist, bei dem Zurückprallen die Lage des Körpers etwas verändert, so hat die Schreckbewegung auch eine gewisse Veränderung der Bewegungsrichtung zur Folge. In wie weit etwa dorsiventrale Gebilde, analog wie Paramaecium etc.[2]), infolge der besonderen Bau- und Reactionsverhältnisse, bei einer jeden Schreckbewegung zunächst eine bestimmte Lage annehmen, ist für vegetabilische Organismen noch nicht näher untersucht.

Da die Reactionsfähigkeit stets von der Ausbildung der von einander unabhängigen specifischen Sensibilitäten abhängt (II, p. 549), so ist es selbstverständlich, dass derselbe Organismus durch ein bestimmtes Tropisticum zu einer topotactischen, durch ein anderes zu einer phobotactischen Reaction veranlasst werden kann. Auch haben wir bereits gehört, dass an demselben Objecte beide Arten von Reactionen durch denselben Reizanstoss ausgelöst werden können. Es mag hier erwähnt sein, dass z. B. viele Infusorien durch den galvanischen Strom topotactisch, durch chemische oder osmotische Reize phobotactisch gereizt werden, dass gewisse Volvocineen im hohen Grade phototopotactisch, aber zugleich osmophobotactisch sind[3]). Ferner verhält sich nach Garrey[4]) Chilomonas gegen schwache organische Säuren topochemotactisch, gegen (stärkere) anorganische Säuren phobochemotactisch. Zudem dürfte in manchen Fällen die positive Chemotaxis auf topischer, die repulsive Wirkung (negative Chemo- oder Osmotaxis) auf phobischer Reizung beruhen (II, § 149—151).

Im allgemeinen sind auch die tactischen Reizfähigkeiten in einer zweckentsprechenden Anpassung und Combination ausgebildet (vgl. II, p. 549). Damit ist völlig verträglich, dass viele freibewegliche Organismen galvanotactisch reagiren, obgleich diese Reizbarkeit für sie ohne practische Bedeutung ist, dass ferner wohl gewisse Organismen schädliche Concentrationen meiden, andere aber in diese (auch in Giftlösungen) hineinsteuern, obgleich sie darin den Tod finden (II, § 149). Da die kleinen locomotorischen Organismen auf grössere Entfernungen hauptsächlich passiv verbreitet werden (II, p. 629), im engeren Raume sich aber durch ihre Eigenbewegung allseitig ausbreiten, so wird schon durch die Phobotaxis eine weitgehende Ansammlung erzielt. Thatsächlich wirken selbst die besten topochemotactischen Reize nur auf kurze Distanzen anlockend bezw. abstossend, während freilich durch die topischen Reizwirkungen des Lichts und der Schwerkraft eine Direction auf grössere Entfernung möglich ist. Für die Lenkung von Organismen nach bestimmten Zielen wird überhaupt die topotactische Reizung im allgemeinen gewisse Vortheile gewähren, und ohne eine

1) Vgl. Rothert, l. c. p. 391; Jennings u. Crosby, l. c. p. 36.

2) Siehe hierüber Jennings in den Bd. II, p. 756 Anm. 2 citirten Arbeiten. Dass sich auch dorsiventrale Schwärmer parallelotactisch stellen und bewegen können, ist schon Bd. II, p. 551 betont. Vgl. auch Bd. II, § 134.

3) Rothert, l. c. p. 396. Vgl. z. B. Bd. II, § 145, 149, 154.

4) W. Garrey, The effects of ions upon the aggregation of flagellated Infusoria 1900.

solche Lockung würden z. B. die Samenfäden der Farne etc. nicht mit so grosser Sicherheit bis zu der Eizelle gelangen. Jedoch genügt die phobotactische Reizung vollständig, um z. B. Bacterien an bestimmten Stellen anzusammeln und zurückzuhalten, oder um das Eindringen in ein schädliches Medium zu verhüten.

Auch im Innern der Zellen werden voraussichtlich durch einseitige Reizwirkungen vielfach bestimmte Orientirungen veranlasst. Indess sind auffällige Erfolge eigentlich nur in Bezug auf die phototropische Bewegung der Chloroplasten (II, § 146) und die traumatropische Bewegung des Zellkerns etc. (II, § 153) bekannt. Denn für die einseitige Ansammlung des Protoplasmas, die in Verbindung mit der Auslösung gewisser tropistischer Krümmungsbewegungen beobachtet wurde, ist es noch fraglich, ob eine primäre oder nur eine secundäre Action vorliegt (II, p. 635 Anm.). Bei den verwickelten Wechselwirkungen im Innern des Protoplasten ist es zudem schwierig, zu entscheiden, in wie weit eine Reaction durch die active oder passive Betheiligung eines Organes herbeigeführt wird (II, § 140). Im allgemeinen wird man jedoch, schon mit Rücksicht auf den langsamen Verlauf der internen Bewegungen, annehmen dürfen, dass bei den Orientirungen und Gruppirungen im Inneren des Protoplasmas die Uebergangsreizungen (Schreckbewegungen) zurücktreten.

Ebenso wie die tropistischen Krümmungsbewegungen sind auch die hier besprochenen topischen und phobischen Taxien typische Reizreactionen, bei welchen die Bewegungsthätigkeit durch den äusseren Anstoss so beeinflusst und dirigirt wird, dass der Organismus nach bestimmten Zielen steuert oder an bestimmten Orten festgehalten wird. Im allgemeinen ist dabei die nöthige motorische Thätigkeit auch ohne die tropistische Reizung im Gange, und zumeist wird durch diese die Bewegungsschnelligkeit nicht wesentlich modificirt[1]. Das muss indess nicht in allen Fällen so sein, und vielleicht werden mit der Zeit sogar zahlreichere Beispiele dafür bekannt werden, dass die Bewegungsthätigkeit erst durch die tropistischen Reizbedingungen erweckt wird. Letzteres, oder auch nur eine Beschleunigung der motorischen Thätigkeit, wird z. B. dann erzielt, wenn zu den Organismen, die durch den totalen oder partiellen Mangel des Sauerstoffs (oder eines Nährstoffs) immobilisirt oder theilweise gelähmt sind, der zugleich als Tropisticum wirkende Sauerstoff (oder Nährstoff) einseitig zugeführt wird[2]. Andererseits kann unter Umständen schon durch die Steigerung der Reizintensität eine Retardirung der Bewegungsschnelligkeit bewirkt werden. Analogen Verhältnissen sind wir übrigens bereits bei der Besprechung der tropistischen Krümmungsbewegungen begegnet, die theilweise ohne, theilweise mit Verzögerung oder Beschleunigung der normalen Wachs-

---

1) Nach Nägeli (Beiträge z. wissenschaftl. Botanik 1860, Heft 2, p. 102) und Strasburger (Wirkung d. Lichts u. d. Wärme auf Schwärmsporen 1878, p. 27) tritt z. B bei der phototactischen Reizung der Algenschwärmer, nach Pfeffer (Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1884, Bd. 1, p. 375) bei der chemotactischen Reizung der Samenfäden der Farne keine Beschleunigung der Bewegung ein.

2) Siehe z. B. Pfeffer, l. c. p. 463 u. ebenda 1888, Bd. 2, p. 631. Ferner wird z. B. bei dem phobotactischen Bacterium photometricum die Bewegungsthätigkeit erst durch den Lichtreiz erweckt (Bd. II, p. 751).

thumsthätigkeit, bei den Grasknoten aber mit Hilfe derjenigen Wachsthumsthätigkeit ausgeführt werden, die erst durch die geotropische Reizung erweckt wird (II, § 128).

Eine solche physiologische Reizbewegung liegt indess nicht vor, wenn die ganze Action ohne eine directe Betheiligung der vitalen Thätigkeit, also, etwa wie bei einem Oeltropfen, dadurch zu Stande kommt, dass durch den einseitigen Angriff eines geeigneten Stoffes, in rein physikalischer Weise, die motorische Energie und die Bedingungen für eine bestimmte Richtung der Bewegung geschaffen werden (vgl. II, p. 756). Mag eine derartige tropistische Bewegung (Argotaxis) in gewissen Fällen vorkommen, so dürften doch die tropistischen Reactionen der Myxomycetenplasmodien und anderer amöboider Organismen physiologische Reizbewegungen sein[1]. Denn factisch handelt es sich bei diesen Richtungsbewegungen um die directive Lenkung einer physiologischen Gestaltungs- und Bewegungsthätigkeit, die sich auch in einem homogenen Medium abspielt, und deren mechanische Ausführung zudem wohl nicht allein durch die selbstthätige (anomogene) Modification der Oberflächenspannung vollbracht wird (II, § 137). Sofern aber der Perceptionsprocess mit einer Modification der Oberflächenspannung verknüpft ist, sofern diese also nur als auslösendes Bindeglied in Betracht kommt, liegt unter allen Umständen ein physiologischer Reizprocess vor, gleichviel ob die motorische Energie (unter Vermittelung der physiologischen Thätigkeit) durch Oberflächenspannung oder durch andere Mittel gewonnen wird (II, p. 635, 717). Desshalb können die tropistischen Bewegungen der Schwärmsporen ebensowenig die directen Folgen einer Modification der Oberflächenspannung durch das äussere Agens sein, wie die tropistischen Krümmungsbewegungen einer Pflanze oder die durch den einseitigen Licht- oder Geruchreiz dirigirten Locomotionen eines Menschen.

Durch die allgemeinen Erörterungen in Bd. II, § 120—127 ist zugleich unsere derzeitige Einsicht in die topotactischen Reizprocesse gekennzeichnet. Ebenso ist schon (II, p. 367) hervorgehoben, dass und warum bei einem einzelligen Organismus eine functionelle Arbeitstheilung bestehen kann und besteht. Diese ist unter anderm bei Schwärmzellen schon in der Vermittelung der locomotorischen Bewegung durch die Cilien ausgesprochen, die wahrscheinlich in vielen Fällen auch den tropistischen Reiz zu percipiren vermögen. Augenscheinlich ist dieses der Fall bei der galvanotactischen Reizung (II, § 154) und ferner bei der (transitorischen) Contactreizung der Wimpern von Chlamydomonas (II, p. 753), die schon reagiren, wenn nur die Spitze der Cilie an einen festen Körper stösst[2]. Dagegen ist es in Bezug auf die chemotactischen und anderen tactischen Reactionen noch nicht ermittelt, ob die Cilien perceptionsthätig sind. In der That scheint bei Euglena der phototactische Reiz weder in der Cilie noch in dem Augenfleck, sondern in dem hyalinen Vorderende percipirt zu werden (II, § 145).

---

1) Vgl. Bd. II, § 137. — Verworn (Bewegung d. lebendigen Substanz 1892. p. 44) und Rhumbler (Ergebnisse d. Anatomie u. Entwickelungsgeschichte 1899, Bd. 8, p. 584) lassen die tropistischen Bewegungen der Amöben einfach durch die Aenderung der Oberflächenspannung zu Stande kommen.

2) Analog dürften sich auch die thigmotropisch reizbaren Cilien gewisser Infusorien verhalten.

Unter solchen Umständen muss natürlich die Thätigkeit der Cilien von dem reizaufnehmenden Körpertheil aus so dirigirt werden, dass die tropistische Wendung und Richtung des Körpers zu Stande kommt. Uebrigens wurde bereits (II, p. 702) hervorgehoben, dass eine wechselseitige Reizverkettung nothwendig ist, um das harmonische Zusammenwirken der Wimpern in einer Volvoxcolonie etc. zu erzielen. Auch ist es selbstverständlich, dass die aus lebendiger Substanz gebildeten Cilien ebensogut zur Reizleitung geeignet sind, wie z. B. die Plasmaverbindungen. Ferner beweist die Erfahrung, wonach in einer Cilie von Chlamydomonas sofort die Reizreaction eintritt, wenn nur das Wimperende berührt wird, dass der Reiz schnell fortgepflanzt wird[1]. Da nachweislich gewisse locomotorische Bewegungen nicht direct vom Zellkern abhängig sind[2], so werden wohl auch verschiedene tactische Reizreactionen ohne die Vermittelung des Kerns zu Stande kommen, wie dieses in Bezug auf die galvanotactischen Bewegungen nachgewiesen ist (II, § 154).

Die phobotactische Reizung, die ebenfalls auf einer Unterschiedsempfindung beruht, wurde bereits (II, p. 754) charakterisirt. Auch ist schon angedeutet worden (II, p. 757), dass, wenn vielfach eine Schreckbewegung durch eine genügend schnelle allseitige (diffuse) Schwankung des Reizmittels ausgelöst wird, es nicht ausgeschlossen ist, dass in anderen Fällen die plötzliche Herstellung einer Intensitätsdifferenz des Reizmittels an der Spitze und der Basis (oder an zwei Flanken) des Organismus als phobischer Reiz empfunden wird.

Alles was ausserdem in Bd. II, § 120—127 in Bezug auf Reizbedingungen, Reizschwelle, Reizintensität, Inductionszeit, Nachwirkung, Stimmungswechsel etc. gesagt ist, gilt im Princip auch für die tactischen Reizvorgänge, die ohnehin, so weit es nöthig erschien, bei den allgemeinen Erörterungen berücksichtigt wurden. So wurde unter anderm darauf hingewiesen, dass bei den flinken und schnell reagirenden Schwärmern die Inductionszeit und die Nachwirkung sehr kurz ausfallen. Ausserdem wurde in den allgemeinen Bemerkungen über die Bedeutung der Aussenfactoren in Bd. II, § 141 nochmals deren Bedeutung für die tactischen Reizprocesse hervorgehoben. Auch werden wir fernerhin specielle Belege z. B. dafür kennen lernen, dass die tactische Sensibilität ohne die Aufhebung der Locomotion sistirt werden kann und umgekehrt. Da ferner eine jede Sensibilität mit Zunahme des Reizanstosses (durch diese Inanspruchnahme) abgestumpft und modificirt wird, so ist einleuchtend, dass die in Bd. II, § 124 dargelegten Beziehungen nicht nur für die topotactischen, sondern auch für die phobotactischen Reactionen gelten. Dass unter Umständen bei genügender Steigerung des Aussenreizes an Stelle der positiven eine negative Topotaxis oder Phobotaxis tritt, ist in diesem Paragraphen (II, p. 757) erwähnt. In Bd. II, p. 625 ist aber bereits zahlenmässig gezeigt, dass, in gewissen Reizgrenzen, die durch das Weber'sche Gesetz ausgedrückten Beziehungen auch für die Abstumpfung der Sensibilität bei den phobotactischen Bacterien gefunden werden (vgl. auch II, § 151).

1) Ueber Reizleitungen siehe Bd. II, § 53, 95, p. 607. Ueber die Fortleitung der Plasmaströmung Bd. II, § 153.

2) Vgl. hierüber Bd. I, § 9; Bd. II, p. 367, 705. Ueber die Autonomie der pulsirenden Vacuolen Bd. II, p. 736.

Beachtenswerth ist, dass die Schwärmzellen (auch die radiär gebauten) phototactisch, geotactisch, chemotactisch etc. reagiren, obgleich sie sich, infolge der Drehung um ihre Körperachse (II, p. 701), gegenüber dem einseitigen Angriff von Licht, Schwerkraft etc. in einer analogen Lage befinden, wie eine festgewurzelte Pflanze, die auf dem Klinostaten gleichmässig um die eigene Achse gedreht wird (II, § 111)[1]. Es muss demgemäss in den verticibasalen Schwärmern, wie es auch für die bestimmte polare Orientirung nothwendig ist, die tropistische Gleichgewichtslage nur bestehen, wenn die Spitze (bezw. die Basis) gegen das Tropisticum gewandt ist, wenn also die beiden Pole in verschiedener Weise dem Angriff der Lichtstrahlen etc. ausgesetzt sind. Denn dann wird sich z. B. eine (positiv oder negativ phototactische) Schwärmzelle (wie es auch der Fall ist) parallel zur Richtung der Lichtstrahlen orientiren, wenn diese senkrecht gegen den unter Drehung sich fortbewegenden Organismus gerichtet sind. Nähere Untersuchungen über diese und die hiermit verknüpften Fragen liegen nicht vor. So muss es dahin gestellt bleiben, ob ein Orientirungsreiz stets dann ausgelöst wird, wenn zwei symmetrische Punkte der opponirten Flanken in ungleicher Weise dem Angriff eines Tropisticums ausgesetzt sind, während die eben angedeuteten polaren Reizbedingungen nicht bestehen. Eine bestimmte Entscheidung in diesen Fragen kann aber z. B. nicht schlechthin daraus entnommen werden, dass, wie es scheint, bei Euglena die Beleuchtung des hyalinen Vorderendes zur Auslösung des phototactischen Reizes genügt.

In noch ansehnlicherem Grade als bei den höheren Organismen, scheinen bei den niederen individuelle Differenzen der Reactionsfähigkeit vorzukommen. In der That lassen die vorliegenden Erfahrungen, trotz des Mangels einer kritischen Untersuchung, erkennen, dass die tropistische Sensibilität derselben Art von Bacterien, Flagellaten etc. je nach den vorausgegangenen Culturbedingungen graduell verschieden ausfällt. So ist es zu verstehen, dass man bei derselben Art, in der Natur und in künstlichen Culturen, zuweilen eine sehr ansehnliche, zuweilen eine geringe oder verschwindende Reactionsfähigkeit gegenüber einem bestimmten Tropisticum findet[2]. Ja es muss nach anderweitigen Erfahrungen möglich erscheinen, dass Rassen gezüchtet werden können, bei welchen eine zuvor vorhandene, bestimmte tropistische Sensibilität theilweise oder gänzlich verloren gegangen ist[3].

§ 143. Thermische Einflüsse.

Diffuse Einwirkungen.

Die hier behandelten Bewegungen sind in analoger Weise von der Temperatur abhängig wie die Zuwachs- und Krümmungsbewegungen (II, § 22, 105).

---

1) Ueber die tropistischen Reizbedingungen vgl. Bd. II, § 125—127.

2) Rothert, Flora 1901, p. 417. Ueber die Aenderung anderer Eigenschaften durch die Culturbedingungen siehe z. B. Bd. II, § 56, 57.

3) Ueber die Entstehung von bewegungslosen bezw. bewegungsthätigen Rassen vgl. Bd. II, p. 243.

Es wurde auch bereits (II, p. 750) angedeutet, dass und warum das Temperaturminimum und Temperaturmaximum der Locomotion und der Plasmaströmung wenigstens annähernd durch die Erfahrungen gekennzeichnet werden, die für denselben Organismus in Bezug auf Wachsthum und Gedeihen vorliegen. Jedoch kann nur durch nähere Studien entschieden werden, ob, wie es denkbar ist, gewisse Pflanzen noch in einer Temperatur wachsen, in denen die Locomotion oder die Plasmaströmung nicht zu Stande kommen. Beide Bewegungen können aber (analog wie das Wachsthum) eine gewisse Zeit in einer supramaximalen oder inframinimalen Temperatur fortdauern, in welcher der Organismus endlich zu Grunde geht (II, p. 280). So beobachtete Zopf[1]) bei Bacterium vernicosum, dessen Wachsthumsmaximum 45—46 C. ist, Bewegung noch bei 50—52 C. Ferner fanden verschiedene Forscher (Klemm u. a.), dass die Plasmaströmung in einer supramaximalen, bezw. einer inframinimalen Temperatur erst nach einiger Zeit aufhört. Aus diesen und anderen Gründen ist, ebenso wie für das Wachsthum, eine genaue Bestimmung der Grenzwerthe schwierig (vgl. II, p. 79, 280), die sich zudem mit der jeweiligen Stimmung des Organismus ändern können. So ist es z. B. zu verstehen, dass nach Josing[2]) die Plasmaströmung in den Blattzellen von Vallisneria bei dem Uebertragen in 45 C. normalerweise in 2 Min., dagegen in 1/4 Proc. Aether enthaltendem Wasser erst nach 20 Min. still steht.

Wenn es auch leicht zu sehen ist, dass die Bewegungsschnelligkeit mit der Erhöhung der Temperatur bis zu einem optimalen Grade zunimmt, um bei weiterer Steigerung wieder abzunehmen, so sind doch der nähere Verlauf dieser Curve und die Lage des Optimums für locomotorische Bewegungen noch nicht genauer ermittelt. Nach den vorliegenden Untersuchungen scheint aber bei derselben Pflanze das Optimum für die Plasmaströmung höher zu liegen, als das Optimum für das Wachsthum. Ob dieses allgemein zutrifft, müssen kritische Untersuchungen entscheiden. Durch diese wird z. B. auch zu ermitteln sein, ob etwa das Optimum für die Plasmaströmung desshalb höher zu liegen kommt, weil die inneren Widerstände mit der Steigerung der Temperatur abnehmen (vgl. II, p. 727).

In Bezug auf die Plasmaströmung wurden z. B. von Velten[3]) folgende Werthe für Minimum, Optimum und Maximum beobachtet: bei Chara foetida 0, 38,1, 42,8 C.; bei den Blattzellen von Vallisneria spiralis 0—1, 38,7, 45 C.; bei den Blattzellen von Elodea canadensis 0, 36,2, 38,7 C. Da sich auch aus den Untersuchungen von M. Schultze[4]), Sachs[5]), Hofmeister[6]), Wigand[7]), Klemm[8]),

---

1) Zopf, Beitr. z. Physiol. u. Morphol. niederer Organismen 1892, I, p. 66.

2) E. Josing, Jahrb. f. wiss. Bot. 1901, Bd. 36, p. 217.

3) Velten, Flora 1876, p. 177. Während der Beobachtung befanden sich die Objecte in Wasser, dessen Temperatur geändert wurde. — Ueber die Versuchsmethoden vgl. Bd. II, p. 95. — Ueber den näheren Verlauf der Curve vgl. K. L. Schaefer, Flora 1898, p. 135. [Ewart, On the Physics and Physiology of Protoplasmic Streaming in Plants 1903, p. 59.]

4) M. Schultze, Das Protoplasma d. Rhizopoden u. Pflanzenzellen 1863, p. 48.

5) Sachs, Flora 1864, p. 65.

6) Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 47, 53.

7) A. Wigand, Botanische Hefte 1885, 1, p. 216.

8) P. Klemm, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 28, p. 635. — Einige Beobachtungen

Josing (l. c.) mehr oder minder deutlich ein Optimum ergiebt, so müssen wohl besondere Umstände bewirkt haben, dass in den Experimenten Nägeli's[1]) mit Nitella syncarpa die Bewegungsschnelligkeit dauernd bis 37 C. zunahm und dann plötzlich Stillstand eintrat. Dass die Bewegung noch eine gewisse Zeit bei — 1 bis — 2 C. anhält, wurde von Dutrochet[2]) und Cohn[3]) bei Characeen, von Klemm (l. c. p. 641) ausserdem bei den Wurzelhaaren von Trianea beobachtet. Dieser Forscher fand ferner (l. c. p. 636), dass die Plasmaströmung in den Haaren von Momordica elaterium einige Zeit bei 48 C. fortdauert, wenn die Temperatur langsam gesteigert wird, während bei plötzlicher Erhöhung auf 45 C. Stillstand und endlich der Tod eintraten.

Wahrscheinlich sind die Schwärmzellen derjenigen Algen, die bei Spitzbergen in dem auf 0 bis — 1,8 C. abgekühlten Wasser gedeihen (II, p. 88), auch bei dieser Temperatur beweglich. Ferner wurden die Schwärmer von Vaucheria[4]) clavata, Ulothrix zonata[5]), Haematococcus lacustris[6]) in Wasser von 0° bewegungsthätig gefunden, während die Schwärmer von Botrydium granulatum[7]) bei + 6 C. starr waren. Das Optimum für die Schwärmer von Haematococcus lacustris liegt nach Strasburger (l. c.) zwischen 30—40 C., das Maximum um 50 C. Offenbar werden sich aber die schwärmthätigen Thermobacterien noch bei mehr als 70 C., gewisse Oscillarieen und Diatomeen bei mehr als 50 C. bewegen (vgl. I, p. 87). Einige Angaben über Oscillarieen sind z. B. bei Meyen (Pflanzenphysiol. 1839, Bd. 3, p. 565), über Samenfäden bei Hofmeister (Pflanzenzelle 1867, p. 33) und Voegler (Bot. Ztg. 1891, p. 675) zu finden.

Durch einen Temperatursprung wird einmal in gewissen strömungslosen Zellen eine transitorische Plasmaströmung erweckt[8]), und ausserdem in den strömungsthätigen Zellen zuweilen eine geringe, zuweilen aber eine erhebliche Störung hervorgerufen, die sich in einer transitorischen Hemmung oder Beschleunigung oder in einer Succession beider kund giebt[9]). Diese Störung pflegt besonders ansehnlich zu werden, wenn plötzlich eine supraoptimale Temperatur hergestellt wird, denn dann wird nach Klemm öfters eine unregelmässige und fieberhafte Strömungsthätigkeit veranlasst. Alle diese Störungen

---

an Plasmodien von Myxomyceten bei Kühne, Unters. ü. d. Protoplasma 1864, p. 47, 53.

1) Nägeli, Beiträge z. wissensch. Bot. 1860, Heft 2, p. 77.

2) Dutrochet, Annal. d. scienc. naturell. 1838, II. sér., Bd. 9, p. 24. Nach Dutrochet beobachtete schon Corti, dass die Schnelligkeit der Plasmaströmung mit Erhöhung der Temperatur zunimmt.

3) Cohn, Bot. Ztg. 1871, p. 723. — Vgl. auch Molisch, Unters. ü. d. Erfrieren d. Pflanzen 1897, p. 25.

4) Unger, Die Pflanze im Momente d. Thierwerdung 1843, p. 57.

5) Dodel, Jahrb. f. wiss. Bot. 1876, Bd. 10, p. 484.

6) Strasburger, Wirkung d. Lichts u. d. Wärme auf Schwärmsporen 1878, p. 62.

7) Strasburger, l. c.

8) P. Hauptfleisch, Jahrb. f. wiss. Botanik 1892, Bd. 24, p. 210. Vgl. dieses Buch, Bd. II, p. 752.

9) Lit.: Dutrochet, l. c. p. 27; Hofmeister, l. c. p. 53; Kühne, l. c. p. 102; de Vries, Matériaux p. l. connaissance de l'influence d. l. température s. l. plantes 1870, p. 8 (Separat. a. Archiv. Néerlandaises Bd. 5); Klemm, l. c. p. 640; G. Hörmann, Studien ü. d. Protoplasmaströmung bei d. Characeen 1898, p. 45. — Wenn Velten (l. c. p. 213) keine Störung fand, so wird das wohl durch die Art der Versuchsanstellung und die Eigenheiten des Versuchsobjects bedingt gewesen sein.

werden aber nach Josing (l. c. p. 220) durch eine schwache Aetherisirung verringert. Uebrigens pflegt das Protoplasma in den meisten Fällen ziemlich bald den den veränderten (constanten) Temperaturverhältnissen entsprechenden Gleichgewichtszustand anzunehmen. In diesem wird, wenn die Plasmaströmung in einer Internodiumzelle von Chara durch locale Abkühlung gehemmt wird, dauernd eine locale Plasmaanhäufung erhalten[1]).

Während das Protoplasma bei der allmählichen oder plötzlichen Herstellung einer nahezu maximalen oder einer supramaximalen Temperatur gewöhnlich nur eine geringe Deformation erfährt, fällt diese sehr ansehnlich aus, wenn nach kurzem Aufenthalt bei einer sub- oder supramaximalen Temperatur wieder abgekühlt wird. Ebenso werden nach Klemm (l. c.) nicht durch die Abkühlung unter den Gefrierpunkt, sondern durch die Wiedererwärmung die lebhaften Deformationen hervorgerufen, die, analog wie nach einer transitorischen Erwärmung, in Vacuolisirung, Abreissen von Plasmaballen, fieberhafter und unregelmässiger Strömungsthätigkeit etc. bestehen[2]). Alle diese Reactionen treten aber nur in den nicht getödteten Zellen ein, in denen allmählich wiederum der normale Zustand hergestellt wird. In diesem Falle hat also der Uebergang zu den Temperaturextremen eine andere Wirkung, als der umgekehrte Temperaturwechsel (II, p. 753). Ob ein analoger Reactionsunterschied auch dann zur Geltung kommt, wenn die Temperatur nicht bis zu dem Maximum oder Minimum gesteigert wird, lässt sich aus den bisherigen Untersuchungen nicht mit Sicherheit ersehen.

In analoger Weise wie die Dermatoplasten reagiren auch die Plasmodien der Myxomyceten[3]), die schon bei mässigen Temperatursprüngen ein gewisses Abrundungsstreben zeigen (II, § 137). Der Einfluss von plötzlichen Temperaturschwankungen auf vegetabilische Schwärmzellen ist noch nicht näher untersucht; jedoch ist nicht zu bezweifeln, dass es unter diesen auch solche giebt, bei denen, wie bei gewissen Infusorien, durch den Temperatursprung eine Schreckbewegung ausgelöst wird. Auch wird bei manchen pflanzlichen Schwärmzellen durch eine supraoptimale oder maximale Temperatur das früher (II, p. 752) erwähnte, fieberhafte Umherschiessen veranlasst.

Einige Angaben über den Einfluss der Temperatur auf die pulsirenden Vacuolen, sowie auf die Kerntheilung u. s. w. finden sich in der in Bd. II, § 139 und 140 citirten Literatur. Vgl. auch Matruchot et Molliard, Revue génerale d. Botanique 1903, Bd. 15, 193.

Thermotaxis (vgl. Bd. II, § 114).

Da sich Paramaecium und verschiedene andere Infusorien ausgezeichnet thermotactisch verhalten, und zwar bis zu einer gewissen Temperatur positiv, bei

---

1) Hörmann, l. c. p. 46.

2) M. Schultze, l. c. p. 48; Kühne, l. c. p. 64, 87, 101; Sachs, l. c. p. 39, 66 nehmen an, dass die Deformationen durch den Uebergang in die hohe bezw. niedere Temperatur zu Stande kommen. Klemm (l. c.) fand dann, dass die Deformationen erst bei dem Rückgang in die normale Temperatur vor sich gehen. Vgl. auch Bd. II, p. 317.

3) Kühne, l. c. p. 87.

höherer Temperatur aber negativ thermotactisch reagiren[1]), so wird wohl auch manchen freischwimmenden vegetabilischen Organismen ein analoges Reactionsvermögen zukommen. Thatsächlich wird von de Wildeman[2]) positive Thermotaxis für Euglena angegeben, die sowohl bei den in Wasser, als auch bei den in nassem Sand befindlichen Organismen beobachtet wurde. Ausserdem wird von Schenk[3]) den Bacterien, freilich auf Grund von unzulänglichen Versuchen, Thermotaxis zugeschrieben.

Ferner wurde von Stahl[4]) erwiesen, dass sich das Plasmodium von Aethalium septicum nach der wärmeren Seite hin bewegt, wenn es sich auf einem nassen Papierstreifen befindet, der auf der einen Seite in Wasser von 30 C., auf der anderen Seite in Wasser von 7 C. eintaucht. An Stelle dieser positiven tritt aber nach Wortmann[5]) eine negative thermotactische Bewegung, wenn die Temperatur auf der einen Seite 36 C. überschreitet.

Ein derartiges Reactionsvermögen erscheint bei den Plasmodien und bei anderen Objecten, die auf einem festen Substrat kriechen, ganz vortheilhaft, um den Organismus in eine zusagende Temperatur zu führen. Die kleinen, freischwimmenden Organismen dürften indess von der durch die Temperaturdifferenz erzeugten Wasserströmung sehr leicht derart mitgerissen werden, dass die thermotactischen Bestrebungen überwunden werden. Immerhin mag durch die Thermotaxis bei kräftigeren Schwimmern, sowie dann eine bestimmte Orientirung erzielt werden, wenn die oberen Wasserschichten wärmer sind und auf diese Weise eine lebhafte Wasserbewegung vermieden ist.

Die näheren Untersuchungen werden auch zu entscheiden haben, in wie weit eine topische oder phobische Thermotaxis vorliegt. Jedoch kann die thermotactische Reaction der sich langsam bewegenden Plasmodien nicht auf der Auslösung einer typischen Schreckbewegung beruhen.

§ 144. Diffuse Lichtwirkungen.

Bei den zahlreichen Organismen und Organen, die sich im Dunkeln entwickeln können[6]), kommen die Locomotion und die Plasmaströmung in der Regel sowohl mit als ohne Zuthun des Lichts zu Stande. Andererseits pflegen bei denjenigen Organismen und Organen, die zur normalen Entwickelung des Lichts bedürfen, die genannten Bewegungsthätigkeiten nach dem Einbringen in das Dunkle lange und zuweilen bis an das Lebensende fortzudauern. Letzteres gilt

---

1) M. Mendelssohn, Pflüger's Archiv f. Physiolog. 1895, Bd. 60, p. 1; Zeitschrift f. allgemeine Physiologie 1902, Bd. 2, Referate p. 38.

2) E. de Wildeman, Botanisch. Centralbl. 1894, Bd. 60, p. 176.

3) S. L. Schenk, Centralbl. f. Bacteriol. 1893, Bd. 14, p. 37. — Ausserdem beobachtete Beyerinck (ebenda 1894, Bd. 15, p. 799), dass sich Bact. Zopfii auf Gelatine nach der Wärmequelle hin ausbreitet, weil an der wärmeren Seite stärkeres Wachsen und Vermehren stattfindet. [H. Zikes, Centralbl. f. Bacteriol. 1903, II. Abth., Bd. XI, p. 59.]

4) Stahl, Bot. Ztg. 1884, p. 174. Siehe auch Clifford, Annals of Botany 1897, Bd. 14, p. 179.

5) Wortmann, Bericht d. Botan. Gesellsch. 1885, p. 117. — Eine negativ thermotactische Reaction wurde von Verworn (Psycho-physiolog. Protistenstudien 1889, p. 63) bei Amöba beobachtet.

6) Vgl. Bd. II, § 23.

besonders für die Plasmaströmung, die sich in der Regel auch bei den im Dunkeln entwickelten, etiolirten Pflanzentheilen ausbildet[1]). Jedoch sind z. B. auch die im Dunkeln entwickelten Schwärmzellen von Vaucheria[2]) und anderen chlorophyllführenden Organismen bewegungsthätig, und vielfach wird durch die Entziehung des Lichts die grosse Periode, also auch die Schwärmzeit, derjenigen Schwärmzellen verlängert, durch welche die vegetative Vermehrung vermittelt wird. So fand Strasburger[3]) im Dunkeln die Schwärmzellen von Ulothrix zonata noch nach 3 Tagen, die von Haematococcus lacustris noch nach 2 Wochen in Bewegung, während besonders die letzteren bei günstiger Beleuchtung in wenigen Minuten zur Ruhe kamen. Eine solche Verlängerung der Entwicklungsperiode im Dunkeln, eine Hemmung, die nicht bei allen grünen Schwärmern so auffällig ausfällt, ist übrigens ganz zweckentsprechend, da auf diese Weise die Wahrscheinlichkeit steigt, dass sich die Schwärmzelle an einem Orte festsetzt, der für die sich entwickelnde Alge günstige Beleuchtungsverhältnisse bietet.

Bei diesen zu Vermehrungszwecken dienenden Schwärmern, sowie auch bei Volvocineen etc. (vgl. II, § 134) scheint die Bewegungsschnelligkeit durch die Lichtentziehung zunächst nicht wesentlich verändert zu werden[4]). Bei solchen Organismen aber, die ohne Licht nicht auf die Dauer leben können, ist es begreiflich, dass im Dunkeln allmählich eine Verlangsamung der Bewegungen eintritt, wie das unter anderm bei Oscillarieen[5]) und Volvocineen[6]) beobachtet wurde.

Mit der Zeit dürften indess noch weitere Beispiele dafür bekannt werden, dass die Bewegungsthätigkeit durch die Verdunkelung (oder umgekehrt durch die Beleuchtung) wesentlich beeinflusst oder zum Stillstand gebracht wird. Thatsächlich wird nach Engelmann[7]) die locomotorische Thätigkeit

---

1) Vgl. z. B. Dutrochet, Annal. d. scienc. naturell. 1838, II. sér., Bd. 9, p. 30; Nägeli, Beitr. z. wissensch. Bot. 1860, Heft 2, p. 78; Sachs, Botan. Zeitung Beilage 1863, p. 3; Hauptfleisch, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 24, p. 210; Josing, Jahrb. f. wiss. Bot. 1901, Bd. 36, p. 198, 210.

2) Siehe z. B. Klebs, Die Bedingungen d. Fortpflanzung u. s. w. 1896, p. 19. Vgl. auch Walz, Jahrb. f. wiss. Bot. 1866—67, Bd. 5, p. 132. — Ueber den Einfluss des Lichts auf die Entstehung der Schwärmer vgl. auch Bd. II, p. 103, 249.

3) Strasburger, Wirkung d. Lichts u. d. Wärme auf Schwärmsporen 1878, p. 53, 27. — Manche dieser Schwärmzellen gehen im Dunkeln zu Grunde, ohne sich festzusetzen und auszukeimen.

4) Nägeli, l. c. p. 102; Strasburger, l. c. p. 27. — Ueber Plasmaströmung vgl. auch Hauptfleisch, l. c.; Josing, l. c. p. 198. — Wir haben hier und im folgenden nicht die Wirkungen von transitorischen Reizungen im Auge. — Das Gesagte gilt auch für solche Plasmaströmungen, die lange anhalten, nachdem sie durch Verletzen erweckt sind.

5) Famintzin, Jahrb. f. wiss. Bot. 1867—68, Bd. 6, p. 31; Hansgirg, Botan. Centralbl. 1882, Bd. 12, p. 361.

6) Oltmanns, Flora 1892, p. 196.

7) Engelmann, Bot. Ztg. 1888, p. 663; Pflüger's Archiv f. Physiologie 1882, Bd. 30, p. 103. — Winogradsky, Beitr. z. Morphol. u. Physiol. d. Bacter. 1888, p. 90, beobachtete an seinem Materiale zum Theil auch Fortdauer der Bewegung im Dunkeln sowie andere Abweichungen. Vgl. auch Bd. II, p. 751 über Trennung von Entwickelung und Bewegungsthätigkeit. — Ueber Dunkelstarre siehe Bd. II, p. 531. — Nach N. Sorokin,

verschiedener Purpurbacterien erst durch die Beleuchtung erweckt, obgleich sich diese Organismen auch im Dunkeln entwickeln. Durch die Verdunkelung werden somit diese Organismen wieder zur Ruhe gebracht. Da dieselben aber nach Engelmann nach längerer Zeit auch in constantem Licht die locomotorische Thätigkeit einstellen, so scheint durch die Beleuchtung nur eine vorübergehende Bewegungsthätigkeit ausgelöst zu werden. Wenn in diesem Falle die Versuchsresultate nicht immer übereinstimmend ausfielen, so mag dieses theilweise durch die Verwendung verschiedener Arten, theilweise durch die Modification der Reactionsfähigkeit (vgl. II, p. 763) verursacht worden sein. Ein schönes Beispiel für die Veränderung der Stimmung durch die Aussenbedingungen liefern die Versuche Josing's[1], nach denen durch die Einwirkung von Aether, sowie auch durch die Entziehung der Kohlensäure, bewirkt wird, dass die Plasmaströmung im Dunkeln sistirt, im Licht wieder erweckt wird, während die Strömung unter normalen Verhältnissen im Dunkeln ungefähr ebenso schnell ist wie am Licht.

Befanden sich z. B. die Blattzellen von Vallisneria spiralis in Wasser, das $^1/_4$ bezw. 1 Proc. Aether enthielt, so kam nach dem Verdunkeln die Strömung in 31 bezw. 10 Minuten zum Stillstand und wurde durch Wiedererhellen in $^1/_2$ bezw. 5 Minuten von neuem hervorgerufen[2]. In gleichem Sinne, aber weniger schnell, reagiren die Objecte, wenn sie sich im Hängetropfen einer Glaskammer befinden, deren Boden mit Natronlauge bedeckt ist[3]. Dass in diesem Falle der Stimmungswechsel durch die dauernde Entziehung der Kohlensäure bedingt ist, ergiebt sich daraus, dass die Plasmaströmung auch im Dunkeln anhält, wenn durch Zusatz einer anderen, nicht flüchtigen Säure (z. B. $^1/_{10000}$ Phosphorsäure oder $^1/_{20000}$ Citronensäure) dafür gesorgt ist, dass die umgebende Flüssigkeit eine genügend saure Reaction behält. Es handelt sich also um eine generelle Säurewirkung, die auch durch die Kohlensäure ausgeübt wird. Da ferner nach Entziehung der Säure, sowie bei Aetherwirkung chlorophyllfreie und chlorophyllführende Objecte in derselben Weise reagiren, so ist damit erwiesen, dass die Erweckung der Protoplasmaströmung im Licht nicht mit der Assimilation der Kohlensäure und der Production von Sauerstoff zusammenhängt. — Da man ebenso entsprechende Resultate erhält, wenn man den Aether etc. auf die verdunkelten oder auf die erhellten Objecte einwirken lässt, so kann man auch sagen: Mit der Lichtstimmung ändert sich die Reactionsfähigkeit gegen Aether etc.

Bei allen diesen Betrachtungen wurde eine günstige (inframaximale) Beleuchtung vorausgesetzt, die keine tödtliche Wirkung ausübt (II, § 69). Durch eine genügende (specifisch verschiedene) Steigerung der Lichtintensität wird es aber möglich sein, eine Verlängerung der Locomotion oder der Plasmaströmung

---

Botan. Jahresb. 1878, p. 471) kommt auch in dem Plasmodium von Dictydium ambiguum die Strömungsbewegung im Dunkeln zum Stillstand und wird durch Licht wieder erweckt. — Ueber Auslösung der Wachsthumsthätigkeit durch den Lichtreiz siehe Bd. II, p. 105.

1) Josing, l. c. p. 206.

2) Ebenso wirkt Chloroform, während nach Josing (l. c. p. 214) durch Alkohol, Alkaloide etc. ein solcher Stimmungswechsel nicht erzielt wird.

3) Bei den Versuchen mit Aether enthielt das Wasser, welches den Boden der Glaskammer bedeckte, ebensoviel Aether, wie das Wasser des Hängetropfens.

zu bewirken[1]). Da speciell die Plasmodien der Myxomyceten zumeist durch eine mässige Lichtintensität getödtet werden (II, p. 318), so ist es begreiflich, dass bei diesen schon durch eine schwächere Beleuchtung eine merkliche Verminderung der amöboiden Ausgestaltungs- und Bewegungsthätigkeit veranlasst wird[2]). Vermuthlich wird auch bei manchen anderen Organismen durch eine inframaximale Beleuchtung eine gewisse Verzögerung der Bewegungsvorgänge verursacht.

Als Beispiel für eine auffällige Uebergangsreizung durch den Lichtwechsel wurden bereits (II, p. 753) Bacterium photometricum und einige andere Purpurbacterien angeführt, die nach Engelmann[3]) bei plötzlicher Verminderung, dagegen nicht bei plötzlicher Steigerung der Beleuchtung eine ansehnliche Schreckbewegung ausführen. Auch dann, wenn diese Bacterien auf solche Weise häufig in Anspruch genommen werden, tritt keine merkliche Ermüdung ein[4]). Es ergiebt sich dieses schon daraus, dass diese Organismen immer von neuem zurückprallen, wenn sie durch ihre Eigenbewegung in schneller Aufeinanderfolge an die Grenze eines Lichtpunctes geführt werden, in dem sie durch ihre physiologische Reaction gefangen gehalten werden (II, p. 753, 754).

Bei Pelomyxa palustris (einem amöboiden Rhizopod) wird dagegen nach Engelmann[5]) durch die plötzliche Erhellung ein transitorisches Einziehen der Pseudopodien etc. veranlasst. In analoger Weise, jedoch in viel schwächerem Grade, scheinen die Plasmodien der Myxomyceten zu reagiren. Auch bei dem Menschen wird im allgemeinen der plötzliche Uebergang aus dem Dunkeln in sehr helles Licht unangenehmer empfunden, als der umgekehrte Wechsel. Andererseits giebt es niedere animalische Organismen, bei denen eine Schreckbewegung hauptsächlich durch die schnelle Lichtentziehung ausgelöst wird[6]). Das geschieht nach Strasburger[7]) auch im geringen Grade und ganz vorübergehend bei den Schwärmern von Botrydium granulatum, während bei den Schwärmern von Bryopsis plumosa gerade

1) Durch die localisirte Wirkung von intensivem Licht kann demgemäss eine locale Hemmung der Plasmaströmung hervorgerufen werden. Pringsheim. Jahrb. f. wiss. Bot. 1879, Bd. 12, p. 334, 367. — Ueber Deformationen bei einseitiger Beleuchtung vgl. Klemm, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 28, p. 647.

2) Baranetzky, Mémoir. d. l. soc. d. sciences naturelles d. Cherbourg 1876, Bd. 19, p. 328, 340; Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 21. Vgl. auch Lister, Annals of Botany 1888—89, Bd. 3, p. 13.

3) Engelmann, Pflüger's Archiv f. Physiologie 1882, Bd. 30, p. 103; Botan. Zeitung 1888, p. 666; Winogradsky, Beiträge z. Morphol. u. Physiol. d. Bacterien 1888, p. 95. Nach Winogradsky (Bot. Ztg. 1888, p. 90) ist Bact. photomet. ein kleines Chromatium. Nach Engelmann (1882, l. c. p. 112; 1888, l. c. p. 689) wird eine Schreckbewegung auch durch plötzliche Aenderung der Kohlensäurespannung ausgelöst, aber nicht bei schneller Verdrängung des Sauerstoffs durch einen Wasserstoffstrom.

4) Siehe auch Winogradsky, Beiträge etc. l. c. p. 95.

5) Engelmann, Pflüger's Archiv f. Physiologie 1878, Bd. 19, p. 3; Blochmann, Biolog. Centralbl. 1894, Bd. 14, p. 85. Vgl. auch II, p. 753.

6) Siehe z. B. J. Loeb, Pflüger's Archiv f. Physiol. 1897, Bd. 66, p. 459; W. A. Nagel, Bot. Ztg. 1901, Ref. p. 289.

7) Strasburger, Wirkung d. Lichts u. d. Wärme auf Schwärmsporen 1878, p. 25. Vgl. II, p. 759. — Stahl, Bot. Ztg. 1880, p. 410 (Euglena).

durch die Erhellung eine sehr kurz dauernde Unregelmässigkeit der Bewegungsthätigkeit veranlasst wird. Es entspricht nur der specifisch verschiedenen Entwickelung der Sensibilität, dass bei anderen Algenschwärmern (Strasburger l. c.) und vielen anderen Organismen eine merkliche photische Uebergangsreizung nicht eintritt. Vermuthlich giebt es aber auch Pflanzen, bei denen die plötzliche Erhellung in derselben Weise als Uebergangsreiz wirkt, wie die plötzliche Verdunkelung.

Ueber die Wirkung der verschiedenartigen Lichtstrahlen siehe II, § 145. Ueber die plötzliche Lagenänderung gewisser Chloroplasten II, § 146. Ueber die noch problematische Reizplasmolyse II, p. 450.

§ 145. Tropistische Lichtwirkungen.

Wie bei vielen festgewurzelten Organismen (II, § 112), ist auch bei vielen freibeweglichen eine graduell und specifisch verschiedene phototropistische Sensibilität ausgebildet. So reagiren die meisten chlorophyllführenden, jedoch auch einige chlorophyllfreie Schwärmer topophototactisch, ferner viele Oscillarieen und Diatomeen, sowie gewisse Desmidiaceen. Insbesondere wird bei empfindlichen und flinken Schwärmern durch eine einseitige Beleuchtung sofort eine parallelotrope Orientirung der Hauptachse hergestellt und dadurch bewirkt, dass sich die zuvor nach allen Seiten schwärmenden Organismen in der Lichtrichtung fortbewegen (vgl. II, p. 754). Sofern sich also, wie es bei mässiger Lichtintensität üblich ist, das bei der Locomotion vorausgehende Vorderende (vgl. II, p. 701) nach der Lichtquelle wendet, tritt eine positiv phototactische Bewegung und Ansammlung, bei der umgekehrten Orientirung des Schwärmers aber eine negative ein. In beiden Fällen pflegen die Schwärmer ohne eine merkliche Bewegungsbeschleunigung (II, p. 760), in einer mehr oder weniger gradlinigen Bahn, dem Ziele zuzusteuern. Indess tritt die tropistische Körperwendung auch ein, wenn dem Schwärmer die Ausführung der angestrebten Fortbewegung durch das Anstossen an eine Glasplatte oder durch das Festhaften des Hinterendes unmöglich gemacht ist. Auch im letzteren Falle vermochte Stahl[1]) die positiv phototrope Orientirung von Euglena durch Steigerung der Lichtintensität in eine negativ phototrope Lage überzuführen.

Ferner wird bei Oscillarieen und Diatomeen durch einseitige Beleuchtung eine (topische) parallelophototrope Orientirung der Längsachse und hierdurch eine positiv oder negativ phototactische Bewegung veranlasst. Analog verhalten sich verschiedene Desmidiaceen, die zum Theil bei einer bestimmten Lichtintensität plagiophototrop reagiren.

Durch die schon besprochene Schreckbewegung kommt aber eine sehr ansehnliche Ansammlung von Bacterium photometricum in einem Lichtpunkt zu Stande, der mittelst eines Objectivs oder auf andere Weise auf einem Objectträger entworfen ist (vgl. p. 753, 754). Da Engelmann[2]) bei einseitiger Beleuchtung eine Ansammlung seines Bacterium photometricum nicht sicher beobachten konnte,

1) Stahl, Botan. Zeitung 1880, p. 410.
2) Engelmann, Pflüger's Archiv f. Physiolog. 1882, Bd. 30, p. 121.

so muss bei diesem Organismus der allmähliche Lichtabfall nicht als ein zureichender phobophototactischer Reiz wirken. Es muss auch dahingestellt bleiben, ob die phototactische Ansammlung, die Winogradsky[1]) bei seinem Chromatium, sowie die negativ phototactische Reaction, die dieser Forscher[2]) bei Beggiatoa beobachtete, durch eine phobische oder topische Reizwirkung oder auf andere Weise verursacht wurden.

Offenbar wird aber die negativ phototactische Bewegung des Plasmodiums der Myxomyceten nicht durch eine Uebergangsreizung, jedoch vielleicht einfach dadurch verursacht, dass die Ausgestaltung und damit die Fortbewegung an der stärker beleuchteten Seite relativ gehemmt wird (vgl. II, p. 758, § 136). Ob solche phototropischen Bewegungen und Ansammlungen im Innern von hautumkleideten Zellen vorkommen, ist bis dahin nicht sichergestellt[3]). Jedoch sind die Orientirung der Chlorophyllplatten von Mesocarpus, sowie der Chlorophyllkörper von anderen Pflanzen Beispiele für phototropische Reactionen im Inneren eines Dermatoplasten (II, p. 760, § 146).

In vielen Fällen tritt bei genügender Steigerung der Lichtintensität an Stelle der positiven eine negative phototactische Reaction, durch die flinke Schwärmzellen fast augenblicklich zum Umwenden und Fliehen veranlasst werden[4]). Wenn Strasburger (l. c. p. 26) bei den Schwärmern von Botrydium granulatum und bei Chilomonas curvata (Flagellate) nur eine Ansammlung am Lichtrand beobachtete, so mögen ihm wohl Individuen vorgelegen haben, die auf besonders hohe Lichtintensität gestimmt waren, da Stahl[5]) die Schwärmer von Botrydium granulatum leicht zu negativ phototactischen Bewegungen veranlassen konnte. Eine solche wird bei den meisten Schwärmern durch mässiges Sonnenlicht, bei manchen aber schon durch eine geringere Lichtintensität ausgelöst. Ferner reagiren die meisten Diatomeen schon bei schwächerer Beleuchtung negativ heliotactisch, und bei den Plasmodien der Myxomyceten ist eine positiv phototactische Reaction nicht sicher gestellt.

Dass durch den Antagonismus der positiv und negativ phototactischen Reaction eine Ansammlung in gewissem Abstand von der Lichtquelle verursacht wird, ist bereits II, p. 758 besprochen worden. An dieser Stelle ist auch darauf hingewiesen, dass sich die Schwärmer voraussichtlich nur desshalb nicht plagiophototrop orientiren, weil sie in der Gleichgewichtszone hin- und herschiessen und hierdurch immer wieder in eine Region gelangen, in der sie durch den abgeschwächten bezw. verstärkten Lichtreiz zur vollen Umwendung und somit von neuem über die (vermuthliche) photodiatrope Gleichgewichtslage hinausgeführt werden.

---

1) S. Winogradsky, Beiträge z. Morphol. u. Physiolog. d. Bacterien 1888, Heft 1, p. 94. Auch Engelmann's Bact. photometricum ist ein Chromatium.

2) Winogradsky, Botan. Zeitung 1887, p. 517.

3) Vgl. Bd. II, p. 760. — Ueber den Einfluss einseitiger Beleuchtung auf die Richtung der Zelltheilung bei keimenden Sporen von Equisetum vgl. Bd. II, p. 190.

4) Vgl. hierüber Bd. II, p. 572. — Dass innerhalb gewisser Lichtgrenzen das Weber'sche Gesetz gilt, ist wahrscheinlich, jedoch in Bezug auf die Phototaxis der Schwärmer noch nicht erwiesen, wohl aber für die heliotropische Reaction von Phycomyces. Vgl. Bd. II, § 124.

5) Stahl, Einige Bemerkungen ü. d. richtenden Einfluss d. Lichts auf Schwärmsporen 1879. Sep. a. Verh. d. phys. med. Gesellsch. z. Würzburg N. F. Bd. 14.

Die ungleiche Sensibilität der einzelnen Individuen bringt es aber mit sich, dass die Gleichgewichtszone der Schwärmer derselben Art nicht genau an derselben Stelle liegt. Ausserdem spricht sich ein autogener, periodischer Wechsel der Lichtstimmung darin aus, dass Schwärmzellen, trotz der Constanz der Aussenbedingungen, abwechselnd vom positiven zum negativen Rand des Wassertropfens eilen und umgekehrt[1]). Dieser Wechsel geht zum Theil langsam, zum Theil aber so schnell vor sich, dass Strasburger einzelne Schwärmer von Ulothrix zonata sogleich nach der Ankunft am Lichtrand (bezw. am Schattenrand) des Wassertropfens umkehren sah. Nach Stahl[2]) schwankt ferner die phototropische Sensibilität von Closterium moniliferum derart, dass in Intervallen von 6—35 Min. abwechselnd die Spitze der älteren und die der jüngeren Hälfte der Zelle dem Licht zugewandt wird.

Ausserdem ist die Lichtstimmung mit der Entwickelung[3]), sowie mit den Cultur- und Aussenbedingungen, mehr oder weniger weitgehenden Schwankungen unterworfen (vgl. II, p. 763). Ich erwähne hier, dass nach Strasburger[4]) die bei starker Beleuchtung erwachsenen Schwärmer auf höhere Lichtintensität gestimmt sind, d. h. sich positiv phototactisch bei einer einseitigen Beleuchtung verhalten, bei welcher die in schwachem Licht erwachsenen Schwärmer bereits negativ phototactisch reagiren. Ferner spricht sich nach Strasburger[5]) eine Erhöhung der Lichtstimmung darin aus, dass Schwärmer, bei Constanz des phototactischen Reizanstosses, infolge der Erhöhung der Temperatur vom positiven zum negativen Tropfenrand wandern. Hiermit stimmt überein, dass nach Massart[6]) Chromulina Woroniniana gegenüber demselben Lichtanstoss bei 5 C. negativ, bei 20 C. positiv phototactisch reagirt. Eine kritische Untersuchung über die Beeinflussung der Lichtstimmung durch chemische Agentien liegt nicht vor. Nach Strasburger (l. c. p. 66) wird aber durch Sauerstoffmangel die phototactische Lichtstimmung erhöht[7]). Ferner wird nach Elfving[8]) durch Aether bei Chlamydomonas pulvisculus eine Steigerung der Sensibilität (eine Tieferlegung der Reizschwelle) und eine Erhöhung der

1) Strasburger, l. c. p. 17, 38. Vgl. über solchen autogenen Wechsel Bd. II, § 80, 121, 122. Die Diatomeen (vgl. II, § 135) sind dagegen ein Beispiel für einen autogenen Wechsel der Bewegungsrichtung.

2) Stahl, Botan. Zeitung 1880, p. 396. Vgl. Bd. II, p. 777.

3) Vgl. z. B. Strasburger, l. c. p. 38; Oltmanns, Flora 1892, p. 187.

4) Strasburger, l. c. p. 39; Oltmanns, l. c. p. 191.

5) Strasburger, l. c. p. 56. — Nach diesem Forscher (l. c. p. 59) wird durch den plötzlichen Temperaturabfall transitorisch eine rückgängige Bewegung veranlasst.

6) J. Massart, Bullet. d. l'Academ. royale d. Belgique 1891, 3. sér., Bd. 22, p. 164. Ueber die gleichzeitige Aenderung der Geotaxis siehe Bd. II, § 147.

7) Nach L. Celakovsky (Ueber d. Einfluss d. Sauerstoffmangels auf die Bewegung einiger aeroben Organismen 1898, p. 28, 11. Separat. a. Bullet. d. l'Academ. d. sciences d. Bohême) reagiren die Algenschwärmer bei Sauerstoffentziehung so lange phototactisch, als die motorische Thätigkeit anhält.

8) Fr. Elfving, Ueber d. Einwirkung von Aether u. Chloroform auf Pflanzen 1886, p. 13 (Sep. a. Öfversigt af Finska Vetensk.-Soc. Förh. Bd. 28). Nach Elfving wirkt Chloroform nicht wie Aether. Dagegen soll durch Chloroform, sowie durch Alkohol, die phototactische Reizbarkeit, ohne Sistirung der Bewegungsthätigkeit, aufgehoben werden. [Rothert, Jahrb. f. wiss. Bot. 1903, Bd. 39, p. 1. Dieser Forscher erhielt z. Th. andere Resultate als Elfving.]

phototactischen Lichtstimmung verursacht. Durch die Combination dieser und anderer Factoren kann natürlich auf verschiedene Weise veranlasst werden, dass bestimmte Organismen zu gewissen Jahres- oder Tageszeiten an der Oberfläche des Wassers (oder eines festen Substrates) erscheinen oder mehr oder weniger in die Tiefe wandern.

Wie schon früher (II, Kap. XII u. II, p. 762) ausgesprochen wurde, sind wir weder über den Perceptionsprocess, noch über den Perceptionsort unterrichtet. Es muss also dahin gestellt bleiben, ob allgemein eine solche Arbeitstheilung und Localisation besteht, wie bei Euglena, bei der nach Engelmann[1]) nur das hyaline Vorderende phototropisch sensibel ist. Denn erst wenn dieses von dem Lichtbildchen getroffen wurde, das Engelmann von dem Hinterende des Organismus oder von der Spitze der Cilie aus über den Körper wandern liess, trat eine Reaction ein. Da sich diese aber schon einstellte, bevor das acropetal vorrückende Lichtbildchen den Augenfleck erreicht hatte, so ist dieser nicht speciell mit der tropistischen Lichtperception betraut. Thatsächlich ist noch in keinem Falle erwiesen, dass, wie es wohl möglich ist, dem Augenflecke eine solche functionelle Bedeutung zukommt. Denn alle derartigen Annahmen[2]) sind nur Vermuthungen, die wohl zum guten Theil darauf basiren, dass bei den Thieren die lichtpercipirenden Organe (Augen) auf niederster Stufe Pigmentflecke sind. Uebrigens reagiren auch viele Schwärmzellen phototactisch, die keinen Augenfleck besitzen.

Ueber die Reizbedingungen ist schon an anderer Stelle gesprochen worden (II, p. 762, § 125). Die allgemeinen Erörterungen über die Frage, ob die Lichtrichtung oder der Lichtabfall als Reiz empfunden werden (II, p. 646), gelten auch für die freibeweglichen Organismen. Diese Frage wird somit aus den früher angeführten Gründen nicht ohne weiteres dadurch entschieden, dass sich die Schwärmer in der Richtung des Lichtabfalls, also nicht in der Lichtrichtung, bewegen, wenn sie sich in einem Wassertropfen befinden, auf den die Lichtstrahlen senkrecht auftreffen, nachdem sie ein mit Tusche gefülltes Prisma passirt haben[3]). Ein derartiges Wandern gegen die Richtung der Strahlen tritt übrigens auch dann ein, wenn ein Strahlenbüschel, in dem die Lichtintensität von dem einen zum anderen Rande (senkrecht gegen die Lichtrichtung) abnimmt, rechtwinklig gegen eine Glasplatte mit Oscillarieen oder Diatomeen gelenkt wird, die sich nur durch Gleiten auf der Unterlage fortbewegen können (vgl. II, p. 758, 776).

Schwärmer. Bestimmte Gruppirungen von Schwärmern, die bereits Colomb (1791) und G. Olivi[4]), sowie fernerhin verschiedene Forscher[5]) beobachteten,

---

1) Engelmann, Pflüger's Archiv f. Physiologie 1882, Bd. 29, p. 396.

2) Lit. z. B. bei Klebs, Untersuch. a. d. Botan. Institut zu Tübingen 1883, Bd. 1, p. 263; Overton, Botanisches Centralblatt 1889, Bd. 39, p. 114; Francé, ebenda 1894, Bd. 57, p. 81; Schütt, Peridineen 1895, p. 98; Zimmermann, Beihefte z. Botan. Centralbl. 1894, Bd. 4, p. 161; Senn, in Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfamilien 1900, I. Th., 1. Abth., p. 102; Kohl, Carotin 1902, p. 15. — Ueber den Bau des Augenflecks vgl. auch Strasburger, Histologische Beiträge 1900, Heft 6, p. 193.

3) Die auf die Schwärmzellen bezügliche Literatur ist II, p. 647 Anm. citirt.

4) Usteri, Annal. d. Botanik 1793, Stück 6, p. 30. Hier ist Colomb citirt.

5) Die übrige Literatur, insbesondere auch die Arbeiten von Nägeli, Cohn,

waren wohl zumeist durch eine phototactische Reaction erzielt. Indess wurde nicht genügend der mechanische Erfolg von Wasserbewegungen beachtet, der jedoch in den Experimenten Stahl's[1]) und Strasburger's (l. c.) berücksichtigt ist. Dass in der That schon die geringe Erwärmung bei einseitiger Beleuchtung Wasserströmungen verursachen kann, die zu einer bestimmten Gruppirung der an sich unbeweglichen Körper ausreichen, hat Sachs[2]) gezeigt, indem er Oeltröpfchen in eine Mischung von Alkohol und Wasser brachte, deren specifisches Gewicht von dem des Oels nur wenig verschieden war. Indess wird nach Strasburger die phototactische Orientirung der Schwärmer, sowohl in einer grösseren Wassermenge, als auch in dem in einer Feuchtkammer befindlichen Wassertropfen, nicht durch die schwachen Wasserströmungen verhindert, welche durch die angewandte, einseitige Beleuchtung hervorgerufen werden. Denn dass die phototactischen Bewegungen entscheidend sind, geht daraus hervor, dass in einem Gemisch von verschiedenen Schwärmzellen die einen positiv, die anderen gleichzeitig negativ reagiren, dass ferner diejenigen Schwärmer, denen ein phototactisches Reactionsvermögen abgeht, sich gleichmässig im Wassertropfen vertheilen, und dass die beigemischten todten Schwärmzellen keine bestimmte Gruppirung annehmen[3]). Dagegen vermögen empfindliche und flinke Schwärmer in einem Wassertropfen schon innerhalb einer oder einiger Minuten die phototactische Gruppirung herzustellen.

Nach den vorliegenden Erfahrungen sind die meisten chlorophyllführenden Schwärmer, so die von Ulothrix zonata, Ulva enteromorpha, Bryopsis plumosa, Scytosiphon lomentarius, ferner Euglena und andere grüne Flagellaten, die einzelligen und coloniebildenden Volvocineen u. s. w., natürlich im ungleichen Grade phototactisch empfindlich[4]). Diese Eigenschaft ist sowohl bei Süsswasser- als Meeresalgen entwickelt, jedoch nicht ausnahmslos, da sie z. B. den chlorophyllhaltigen Schwärmsporen von Vaucheria[5]) abgeht, ebenso nach Strasburger (l. c.) den kleinen, gelblichen, nicht aber den grösseren, grünen Zoosporen von Bryopsis plumosa. Nach Thuret (l. c.) reagiren die Zoosporen von Codium

---

Famintzin sind citirt bei Strasburger, Wirkung d. Lichts u. d. Wärme auf Schwärmsporen 1878, p. 1.

1) Stahl, Bot. Zeitung 1878, p. 715; Verhandlg. d. physik. medic., Gesellsch. z. Würzburg 1879, Bd. 14, p. 7 d. Sep.

2) Sachs, Flora 1876, p. 241. Diese Wasserströmungen werden aber nicht allein durch die localen Temperaturdifferenzen, sondern sogar vorwiegend durch die Verdampfung des Alkohols und die hierdurch bewirkten Modificationen der Oberflächenspannung hervorgerufen. Vgl. Berthold, Protoplasmamechanik 1886, p. 113. In reinem Wasser fallen demgemäss, insbesondere bei Hemmung der Verdunstung, die Strömungen viel schwächer aus.

3) Vgl. Strasburger, l. c. p. 6—8.

4) Siehe besonders Strasburger u. Stahl, l. c. Ferner z. B. Famintzin, Jahrb. f. wiss. Bot. 1867—68, Bd. 6, p. 1; Woronin, Bot. Ztg. 1880, 629 (Chromophyton); Berthold, Fauna u. Flora des Golfs von Neapel 1882, p. 11; Pfeffer, Unters. a. d. Botan. Institut z. Tübingen 1884, Bd. 1, p. 443; Overton, Bot. Centralbl. 1889, Bd. 39, p. 68; Oltmanns, Flora 1892, p. 187 (Volvox und Angaben über die ungleiche Empfindlichkeit der geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Individuen); Kolkwitz, Botan. Centralbl. 1897, Bd. 70, p. 187 u. die an diesen Stellen citirte Literatur. — Nach Borzi (Botan. Jahresb. 1883, I, p. 26) verlieren die Zoosporen von Enteromorpha compressa mit der Copulation die phototactische Empfindlichkeit. [S. Holmes, Botan. Centralbl. 1903, Bd. 93, p. 18 (Volvox).]

5) Thuret, Annal. d. scienc. naturell. 1850, III. sér., Bd. 14, p. 246; Woronin, Bot. Zeitung 1869, p. 139; Strasburger, l. c. p. 42.

tomentosum und Ectocarpus firmus kaum phototactisch. Jedoch ist auch bei den locomotorischen Organismen die phototropistische Empfindlichkeit nicht unbedingt an den Chlorophyllgehalt gekettet (vgl. II, § 112). So sind die farblosen Schwärmer von Chytridium vorax und Polyphagus euglenae[1]) phototactisch. Offenbar ist es für diese Parasiten nützlich, dass sie sich nach Orten bewegen, an denen die ihnen als Wirthe dienenden Algen leben. Dagegen sind viele andere chlorophyllfreie Schwärmer, z. B. die von Saprolegnia, viele farblose Flagellaten etc. nicht phototactisch[2]). Ebenso verhalten sich z. B. die Samenfäden der Farne[3]), während die Samenfäden von Sphaeroplea[4]) und Fucus[5]) als phototactisch bezeichnet werden.

Die chlorophyllführenden **Diatomeen** scheinen durchweg phototactisch zu reagiren[6]), während den farblosen Diatomeen nach Benecke[7]) ein solches Reactionsvermögen abgeht. Da aber der tropistische Lichtreiz offenbar keine sehr energische Orientirung der Achse verursacht, so pflegen die sich abwechselnd vorwärts und rückwärts bewegenden Diatomeen (II, § 135 und p. 758) auf ziemlich unregelmässigen Bahnen nach dem Lichte hin oder vom Lichte hinweg zu wandern. Durch die negative Phototaxis, die zumeist schon bei mässiger Lichtintensität eintritt, werden somit die Diatomeen häufig veranlasst, sich in dem Schlamm zu verkriechen. Ebenso wie bei den Diatomeen wird bei den chlorophyllhaltigen **Oscillarieen**[8]) durch die einseitige Beleuchtung eine zum Licht parallele Achsenrichtung und dadurch eine topophototactische Bewegung veranlasst. Jedoch verhalten sich die meisten Oscillarieen noch bei ziemlich ansehnlicher Lichtintensität positiv phototactisch.

Desmidiaceen. Nach Stahl[9]), Klebs[10]), Aderhold[11]) reagiren die meisten locomotorischen Desmidiaceen, freilich zum Theil in mässiger Weise, phototactisch.

---

1) Strasburger, l. c. p. 18. Vgl. auch Kolkwitz, l. c. p. 187. Eine phototactische Bodo-Art beobachtete Rothert, Flora 1901, p. 372. — Ueber Bacterien vgl. Bd. II, p. 770.

2) Strasburger, l. c. p. 18; Cohn, Bot. Ztg. 1867, p. 171; A. Fischer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1882, Bd. 13, p. 297; Kolkwitz, l. c. — Ueber das Vorkommen von Phototaxis bei animalischen Organismen vgl. J. J. Loeb, Der Heliotropismus d. Thiere 1890; Verworn, Psycho-physiolog. Protistenstudien 1889, p. 35; Herbst, Biolog. Centralbl. 1894, 14, p. 659; E. Jourdan, Die Sinne u. die Sinnesorgane d. niederen Thiere 1891; Nagel, Der Lichtsinn augenloser Thiere 1896.

3) Pfeffer, l. c. p. 372.

4) Cohn, Annal. d. scienc. naturell. 1856, IV. sér., Bd. 5, p. 201.

5) Nachdem Thuret (Annal. d. scienc. naturell. 1854, IV. sér., Bd. 2, p. 210) für die Samenfäden von Fucus Phototaxis angegeben hatte, wurde eine solche Empfindlichkeit von J. Bordet (Bullet. d. l'Academ. royal. d. Belgique 1894, 3. sér., Bd. 27, 894) bestritten. Nach Buller (nach Mittheilungen bei Winkler, Bericht. d. Botan. Gesellsch. 1900, p. 304) sind indess diese Samenfäden heliotactisch.

6) Lit. bei Cohn, Jahrb. d. schlesisch. Gesellsch. f. vaterländ. Cultur 1863, p. 102; Bot. Zeitung 1867, p. 171; Stahl, Botan. Ztg. 1880, p. 400; Verworn, l. c. p. 46.

7) Benecke, Jahresb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 554.

8) Dutrochet, Memoir. d. végétaux et d. animaux, Bruxelles 1837, p. 340; Famintzin, Jahrb. f. wiss. Bot. 1867—68, Bd. 6, p. 27; A. Hansgirg, Bot. Centralbl. 1882, Bd. 12, p. 361; Verworn, l. c. p. 50. — Vgl. auch Bd. II, p. 710.

9) Stahl, Bot. Zeitung 1880, p. 392; Verhandlg. d. physik.-medic. Gesellsch. in Würzburg 1879, N. F. Bd. 14.

10) Klebs, Biolog. Centralbl. 1885, Bd. 5, p. 353.

11) R. Aderhold, Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaft 1888, N. F. Bd. 15, p. 323.

Da aber Aderhold bei derselben Art eine ziemlich verschiedene Ausbildung dieses Reactionsvermögens fand, so ist es begreiflich, dass dieser Forscher, sowie Stahl, in den meisten Fällen bei intensivem Licht eine negative Phototaxis beobachtete, während Klebs, auch bei denselben Arten, nur positive Phototaxis erhielt. Im einen wie in dem anderen Falle werden die meisten Desmidiaceen (Pleurotaenium, Micrasterias, Penium etc.) durch die einseitige Beleuchtung veranlasst, ihre Gleitbewegungen (vgl. II, p. 711) so zu dirigiren, dass sie sich langsam in der Lichtrichtung, und zwar entweder im positiven oder im negativen Sinne, bewegen. Closterium moniliferum und einige andere Species dieses Genus, die auch ohne phototropische Reizung abwechselnd mit dem einen und dem anderen Ende dem Substrate anhaften, wandern in der bereits (II, p. 711) angegebenen Weise durch das bestimmt gerichtete Ueberschlagen nach dem Licht hin oder, bei negativ phototactischer Reaction, von dem Lichte hinweg.

Nach Stahl und Aderhold wirkt der tropistische Lichtreiz zunächst derart richtend, dass die Längsachse des Körpers bei positiver Phototaxis annähernd parallel[1]), bei negativer Phototaxis aber annähernd senkrecht zur Lichtrichtung zu stehen kommt. Der Umstand, dass sich die Desmidiaceen auch ohne den phototactischen Lichtreiz aufzurichten pflegen (vgl. II, p. 711), dass sie mit und ohne diesen mehr oder weniger stark hin- und herpendeln, sowie die oft wenig präcise Richtwirkung des Lichts, dies Alles mag wohl die Ursache sein, dass von Klebs eine solche Richtwirkung bezweifelt wurde, die nach Stahl und Aderhold aber in vielen Fällen klar hervortritt.

Myxomyceten. Nach Hofmeister[2]), sowie nach Baranetzky[3]) und Stahl[4]) bewegen sich die Plasmodien vom Lichte hinweg, und hierdurch wird wohl in erster Linie veranlasst, dass diese Organismen am Tage in das Substrat kriechen. Wie schon (II, p. 772) bemerkt wurde, dürfte diese einseitige Wanderung wesentlich dadurch verursacht werden, dass die Ausgestaltung an der stärker beleuchteten Partie verhältnissmässig ansehnlicher beeinträchtigt wird. Es ist desshalb wohl anzunehmen, dass in diesem Falle die negativ phototactische Bewegung durch die Lichtdifferenz, also nicht durch die Lichtrichtung veranlasst wird. Da Baranetzky und Stahl nur eine negativ phototactische Bewegung beobachteten, so ist es fraglich, ob, wie Hofmeister annimmt, bei schwachem Licht eine positiv phototactische Reaction eintritt. Vielleicht ist diese Annahme durch die Thatsache veranlasst, dass die Plasmodien, wenn sie sich zur Fruchtbildung anschicken, aus dem Substrat hervortreten. Da dieses auch im Dunkeln geschieht, so müssen andere dirigirende Factoren im Spiele sein. Ob sich zugleich die phototactische Stimmung ändert, wie Strasburger[5]) vermuthet, ist noch fraglich, da der besagte Erfolg auch durch Ueberwindung der negativ phototactischen Bestrebungen zu Stande kommen könnte.

---

1) Nach A. Braun (Verjüngung in d. Natur 1851, p. 217) ist bei Penium curtum stets die jüngere Hälfte lichtwärts gewandt.

2) Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 20; Allgemeine Morphologie 1868, p. 625.

3) Baranetzky, Mémoir. d. l. soc. d. scienc. naturell. d. Cherbourg 1876, Bd. 19, p. 328.

4) Stahl, Bot. Zeitung 1884, p. 167. — Nach E. W. Olive (Proceedings of the Boston Society of Natural history 1902, Bd. 30, p. 485) kommt auch den Acrasieen Phototaxis zu.

5) Strasburger, Wirkung des Lichts u. d. Wärme auf Schwärmsporen 1878, p. 70.

Farbiges Licht. Die phototactischen Reactionen werden in der Regel, ebenso wie die phototropischen Krümmungsbewegungen, vorwiegend oder allein durch die stärker brechbaren Strahlen hervorgerufen[1]. So wurde von Strasburger[2] in Versuchen, die mit Schwärmsporen hinter farbigen Medien und im prismatischen Spectrum angestellt wurden, für die rothen bis grünen Strahlen keine phototactische Wirkung gefunden, die in der indigofarbigen Zone der stärker brechbaren Hälfte des Spectrums das Maximum zu erreichen scheint. Analog verhält sich nach Engelmann[3] Euglena. Ebenso reagiren nach Verworn[4] die Diatomeen nur in der stärker brechbaren Spectralhälfte, während nach diesem Forscher (l. c. p. 51) die Oscillarieen durch alle sichtbaren Strahlen des Spectrums eine ansehnliche phototactische Reizung erfahren. Da analoge Ausnahmen von der Regel auch in Bezug auf die phototropische Krümmung farbloser Organismen bekannt sind[5], so lässt sich nicht behaupten, dass das Verhalten der Oscillarieen mit den besonderen Lichtabsorptionsverhältnissen in dem Phycocyanin (I, p. 326) zusammenhängen muss. Bei den Purpurbacterien wird allerdings nach Engelmann[6] die ansehnlichste phobische Wirkung durch die am stärksten absorbirten, ultrarothen Strahlen ausgeübt. Ob ausserdem, wie es wahrscheinlich ist, die stärkste Uebergangsreizung durch diejenigen Strahlen ausgeübt wird, die am ansehnlichsten phototropisch und wachsthumshemmend wirken, ist noch nicht näher untersucht. Uebrigens hängt die phototactische Bewegung der Plasmodien[7], sowie der Chloroplasten (II, § 146), wesentlich von den stärker brechbaren Strahlen ab. Durch diese, also nicht durch die rothen bis grünen Strahlen, wird nach Josing[8] auch die Plasmaströmung bei den in die Aetherstimmung versetzten Pflanzen erweckt.

Es ist auch schon mitgetheilt (II, p. 319), dass die schädigenden Wirkungen des concentrirten Sonnenlichts im wesentlichen von den stärker brechbaren Strahlen ausgehen. Wenn aber in Versuchen Borsčow's[9] und Luerssen's[10] gerade die

1) Vgl. Bd. II, § 113, 27.

2) Strasburger, l. c. p. 44. Vgl. auch Cohn, Bot. Zeitung 1867, p. 171.

3) Engelmann, Pflüger's Archiv f. Physiolog. 1882, Bd. 29, p. 398.

4) Verworn, Psycho-Physiologische Protistenstudien 1889, p. 49. — Bei Sauerstoffmangel kann durch die überwiegende Production des Sauerstoffes in den rothen und gelben Spectralbezirken eine Wanderung nach diesen Bezirken, d. h. nach dem producirten Sauerstoff, veranlasst werden. Vgl. Engelmann, l. c. p. 390.

5) Vgl. Bd. II, p. 577. — Auch bei niederen Thieren giebt es Fälle, in welchen die Hauptwirkung nicht den stärker brechbaren Strahlen zufällt. Vgl. W. A. Nagel, Botan. Zeitung 1901, Ref. p. 293 u. die dort citirte Literatur. Möglicherweise werden mit der höheren Organisation der animalischen Wesen vielfach die langwelligen Strahlen am wirksamsten, die in unserem Auge als die hellsten empfunden werden, gleichviel ob es sich im näheren um eine Auslösung durch die Lichtrichtung, durch die Lichtdifferenz oder durch den plötzlichen Wechsel handelt.

6) Engelmann, Botan. Zeitung 1888, p. 677. Vgl. auch Bd. I, p. 327 in Bezug auf die Kohlensäureassimilation.

7) Baranetzky, l. c. p. 331.

8) Josing, Jahrb. f. wiss. Bot. 1901, Bd. 36, p. 208. Ueber die Stimmungsänderung durch Aether siehe Bd. II, p. 769.

9) Borsčow, Bullet. d. l'Academie d. St. Pétersbourg 1868, Bd. 12, p. 211, 230.

10) Luerssen, Einfluss d. rothen u. blauen Lichtes auf die Strömung d. Protoplasmas 1868. Vgl. auch Velten, Die physikal. Beschaffenheit d. pflanzl. Protoplasmas 1876, p. 14 Anm. (Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1876, Bd. 73, Abth. I) u. Famintzin, Jahrb. f. wiss. Bot. 1867—68, Bd. 6, p. 38.

durch Kaliumbichromat passirenden Strahlen eine Desorganisation in dem Protoplasma hervorriefen, so wird man zunächst vermuthen, dass dieser Effect durch Nebenumstände (z. B. durch Wärmewirkung) verursacht wurde. Jedenfalls vermochten Reinke[1] und G. Kraus[2] keine derartigen Deformationen in dem Protoplasma der Haare u. s. w. bei Pflanzen zu finden, die hinter Kaliumbichromat etc. gehalten worden waren.

Auf die noch unzureichenden Erfahrungen über die Wirkung von Röntgen- und Becquerelstrahlen ist schon Bd. II, p. 579 hingewiesen worden.

§ 146. Die photischen Orientirungen der Chloroplasten.

Die Chromatophoren nehmen in der Zelle, ebenso wie andere Organe des Protoplasmas, unter constanten Bedingungen eine bestimmte Lagerung und Gestaltung an, die durch die autogene Thätigkeit, sowie durch den Wechsel der Aussenfactoren mehr oder weniger verändert werden. Wir behandeln indess hier in der Hauptsache nur diejenigen Lage- und Gestaltsänderungen der Chloroplasten, die bei vielen Pflanzen durch die Beleuchtung veranlasst werden, Reactionen, die, wie schon früher erwähnt wurde, ebenfalls darauf berechnet sind, die Chlorophyllkörper in eine günstige Lichtlage zu bringen oder dieselben dem nachtheiligen Einfluss des zu intensiven Lichts zu entziehen[3]. Wir gehen also nicht näher auf die übrigens noch wenig untersuchten Reactionen ein, die autogen oder durch die Veränderung der Temperatur, der Concentration, durch chemische Einflüsse etc. hervorgerufen werden. Ebenso lassen wir hier die mechanischen Verlagerungen der Chlorophyllkörper ausser Acht, die durch gesteigerte Centrifugalkraft bewirkt werden (II, § 147). Uebrigens ergiebt sich aus früheren Erörterungen (II, § 140), dass bei dem Aggregatzustand des Protoplasmas eine jede Veränderung des Gleichgewichtszustandes in diesem auch eine gewisse Verschiebung der Chlorophyllkörper zur Folge haben muss.

Zu derartigen Erfolgen gehört es auch, dass in den Blättern von Vallisneria, Elodea und bei verschiedenen anderen Objecten, bei denen durch Verwundung oder durch einen anderen Reiz die Plasmaströmung erweckt oder gesteigert wird, die Chlorophyllkörper von dem erzeugten Plasmastrom mitgerissen werden, um nach kurzer oder langer Zeit (zuweilen auch gar nicht) wieder in die Ruhelage überzugehen[4]. Von der normalen Plasmaströmung werden aber die Chlorophyllkörper in der Regel nicht mitgerissen[5], und in manchen Fällen, z. B.

---

1) Reinke, Bot. Zeitung 1871, p. 800.

2) G. Kraus, Bot. Zeitung 1876, p. 584.

3) Vgl. Bd. I, p. 62. Ueber die Chlorophyllkörper und ihre Bildungsbedingungen siehe Bd. I, § 53 317. Bei Fr. Schmitz, Die Chromatophoren 1882; Schimper, Jahrb. f. wiss. Bot. 1885, Bd. 16, p. 203; Hauptfleisch l. c.; Haberlandt, Physiolog. Pflanzenanatom. II. Aufl. 1896, p. 232 etc. ist auch Näheres über die normale Lagerung der Chlorophyllkörper zu finden.

4) Hauptfleisch, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 24, p. 192, sowie die dort citirte Lit. Vgl. ferner Bd. II, p. 724, 752 und § 153.

5) Siehe z. B. Schimper, l. c. p. 204, sowie die in Bd. II, § 138 citirte Literatur über Plasmaströmung.

bei den Internodialzellen der Characeen[1]), kann man auch durch Reize nicht erzielen, dass die der Wandschicht eingelagerten Chloroplasten in das strömende Protoplasma übertreten. Offenbar wird aber in vielen Fällen durch die verschiedenartigsten Anstösse eine gewisse, wenn auch vielfach geringe Störung der Lage der Chloroplasten veranlasst. Diese Störung fällt z. B. ziemlich ansehnlich aus bei gewissen Diatomeen (Rhipidophora, Striatella), bei denen Erschütterungen eine Zusammenballung der Chlorophyllkörper hervorrufen[2]).

Da eine jede Lagenänderung der Chloroplasten durch die Beleuchtung (oder durch einen anderen Factor) eine Ablenkung aus der bisherigen Gleichgewichtslage bedeutet, so ist es selbstverständlich, dass die Chlorophyllkörper nach Sistirung der Lichtwirkung in diejenige Gleichgewichtslage (Eigenrichtung) zurückkehren, welche sich als Resultante aus dem Zusammengreifen der übrigen autogenen und aitiogenen Factoren ergiebt. Die nähere Entscheidung, ob der Erfolg durch die diffuse (paratonische) oder durch die einseitige (tropistische) Lichtwirkung hervorgerufen wird, ist nicht immer leicht, da beide Factoren zusammengreifen, und mit der Zunahme der Lichtintensität Aenderungen der Verhältnisse eintreten können. Uebrigens ist ein schönes Beispiel für eine diffuse Lichtwirkung in der schon (II, p. 769) mitgetheilten Thatsache geboten, dass in aetherisirten Schnitten aus dem Blatt von Vallisneria, Elodea etc. durch Beleuchtung die Plasmaströmung und damit die Fortbewegung der Chlorophyllkörper erweckt, durch Verdunkelung aber wieder ein Ruhezustand hergestellt wird.

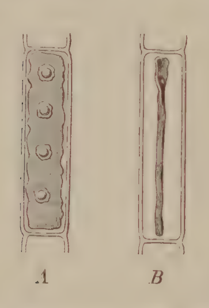


Fig. 78. Zellen aus einem Faden von Mesocarpus spec. Durch das Licht, welches senkrecht gegen den Faden gerichtet war, ist bei mässigem Licht Flächenstellung (*A*), bei intensivem Licht Profilstellung (*B*) des Chlorophyllbands erzielt worden.

In schönster Weise ist die tropistische Orientirung bei den Chlorophyllplatten von Mougeotia, Mesocarpus etc. zu verfolgen, die sich unter günstigen Bedingungen in einigen Minuten mit ihrer Fläche senkrecht gegen die Lichtrichtung orientiren (Flächenstellung), durch die genügende Steigerung der Lichtintensität aber veranlasst werden, sich so lange zu drehen, bis sie parallel zur Lichtrichtung stehen, also Profilstellung angenommen haben (Fig. 78, *A* und *B*)[3]). Während in diesem Falle die Chlorophyllplatte sich innerhalb der Zelle in analoger Weise wendet, wie ein Blatt Papier, das man durch Drehung

---

1) Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 723. Hier und da findet man einzelne Chlorophyllkörper in dem strömenden Plasma. Nach Pringsheim (Jahrb. f. wiss. Bot. 1879, Bd. 12, p. 333) werden in dem Internodium von Nitella die Chloroplasten, welche durch concentrirtes Sonnenlicht entfärbt wurden, vom strömenden Plasma dauernd mitgeführt. Ueber die Lage der Chloroplasten bei Characeen vgl. Bd. II, p. 725.

2) Lüders, Bot. Zeitung 1862, p. 42; Schmitz, Chromatophoren 1882, p. 82; Schimper, l. c. p. 218.

3) Stahl, Bot. Zeitung 1880, p. 299; S. Moore, Journal of the Linnean Society 1888, Bd. 24, p. 366; Oltmanns, Flora 1892, p. 207; F. J. Lewis, Annals of Botany 1898, Bd. 12, p. 418. Bei Stahl (l. c.) ist auch bemerkt, dass nach Wittrock die Chlorophyllplatten von Gonotonema ähnlich reagiren dürften. — In analoger Weise wird bei manchen Blättern durch die Steigerung der Lichtintensität ein Uebergang der Flächenstellung in die Profilstellung verursacht. Vgl. Bd. II, p. 695.

um die mediane Längsachse in Flächen- oder Profilstellung bringt, werden bei anderen Pflanzen die zumeist linsenförmigen Chloroplasten durch ein Fortbewegen (Gleiten) an der Hautschicht in die tropistische Flächen- oder Profilstellung gebracht.

Durch eine solche Gleitbewegung sammeln sich nach Stahl (l. c.) die Chloroplasten in einem Faden von Vaucheria, der senkrecht gegen das einseitig auftreffende Licht gerichtet ist, in zwei parallelen Längsstreifen, deren mediane Verbindungsebene bei Flächenstellung parallel mit der Lichtrichtung, bei Profilstellung senkrecht zu ihr steht. In analoger Weise reagiren die Blätter von Moosen, Elodea, der Laubspross von Lemna, die Farnprothallien und andere einfach gebaute Objecte [1]). Denn wenn das Licht senkrecht gegen die Fläche dieser Objecte gerichtet wird, gewinnen die Chlorophyllkörper Flächenstellung dadurch, dass sie auf die Aussenwand und auf die zu dieser parallelen Innenwand wandern (Fig. 79*A*), während sie sich bei intensivem Licht auf die zu der Oberfläche senkrechten Seitenwände und damit in Profilstellung begeben (Fig. 79*B*). Die besonderen Verhältnisse, welche durch den Gewebeverband geschaffen sind, bringen es mit sich, dass sich bei diesen Objecten die Chloroplasten nach der Lichtentziehung nicht gleichmässig vertheilen, wie es bei Vaucheria der Fall ist, sondern sich von der freien Aussenwand entfernen und sich auf den senkrecht und parallel zur Oberfläche gerichteten Binnenwandungen sammeln (Fig. 79 *C*).

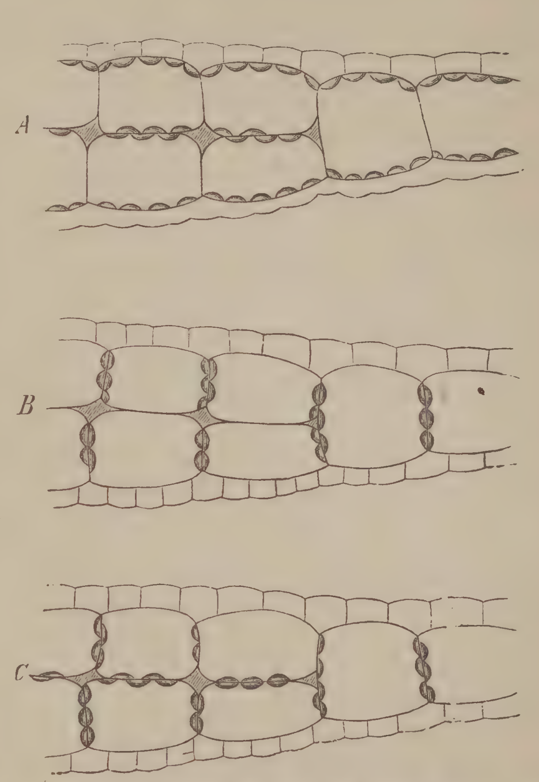


Fig. 79. Querschnitt durch das Laub von Lemna triscula (nach Stahl). *A* Flächenstellung (Tagstellung). *B* Anordnung der Chlorophyllkörner im intensiven Licht. *C* Dunkelstellung der Chlorophyllkörner.

1) Hauptsächliche Literatur: Frank, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 216; Schimper, Jahrb. f. wiss. Bot. 1885, Bd. 16, p. 203; Stahl, l. c.; Haberlandt, Ber. d. bot. Gesellsch. 1886, p. 206; Moore, l. c.; Oltmanns, l. c. [Kohl, Carotin 1902, p. 103.] — Nach Prillieux (Compt. rend. 1874, Bd. 78, p. 506) bildet das chlorophyllführende Plasma in gewissen Zellen der Blätter von Selaginella Martensii eine grössere Masse, die sich in analoger Weise durch gleitende Bewegung fortbewegt. Vgl. auch Haberlandt, Physiol. Pflanzenanatom. II. Aufl., 1896, p. 229.

Die Anordnung im Dunkeln stimmt somit weder bei Vaucheria, noch bei Lemna etc. mit der Gruppirung im intensiven Licht überein, bei welcher die zur Oberfläche parallele Binnenwand frei von Chlorophyllkörnern zu bleiben pflegt. Allerdings zeigt gerade die letzgenannte Orientirung vielfache Unregelmässigkeiten, was vielleicht zum Theil damit zusammenhängt, dass durch eine sehr gesteigerte Lichtwirkung häufig eine unbestimmte Zusammenballung und Gruppirung der Chloroplasten hervorgerufen wird, und zwar sowohl bei den besprochenen Pflanzen, als auch bei complicirter aufgebauten Gewebecomplexen (vgl. Fig. 80 *c*. p. 783)[1]. Dass es sich hierbei nicht um eine tropistische Orientirung, sondern um eine Störung in Folge der extremen Inanspruchnahme durch das Licht handelt, folgt nicht nur aus der Gruppirung, die keine Beziehung zur Lichtrichtung erkennen lässt, sondern auch aus der Erfahrung, dass ähnliche Erfolge z. B. auch durch extreme Temperaturen, durch Verletzungen und andere mechanische Eingriffe verursacht werden[2]. Dagegen beweisen die mitgetheilten Reactionen, dass die Flächen- und Profilstellungen der Chlorophyllkörper von Mougeotia etc. und ebenso derjenigen von Vaucheria, Lemna etc. durch die orientirende (tropistische) Lichtwirkung veranlasst werden. Demgemäss lässt sich auch bewirken, dass sich die Chloroplasten in den Zellen eines einschichtigen Moosblattes an zwei opponirten Ecken oder Kanten ansammeln, wenn man das Licht spitzwinkelig gegen das Blatt einfallen lässt[3].

Selbst dann, wenn einfach gebaute Gewebe und gut reagirende Chloroplasten vorliegen, entsprechen die Erfolge nicht immer genau den erörterten Regeln. Es ist auch einleuchtend, dass unter anderm schon die Form der einzelnen Zelle, sowie die Verkettung mit anderen Zellen, direct oder indirect einen Einfluss ausüben kann. Dieses alles kommt aber in viel verwickelterer Weise in höher differencirten Gewebecomplexen in Betracht, in denen zudem z. B. die Lage der Chlorophyllkörper in den Pallisadenzellen, oder auch in anderen Zellen, wenig oder gar nicht durch die Beleuchtung modificirt wird. Ueberhaupt ist die aus anderen Gründen angestrebte Anordnung der Chloroplasten ein Factor, durch den die vom Licht angeregten Bestrebungen theilweise oder ganz compensirt werden können. Ferner mag gelegentlich durch Brechung, Reflexion etc. erzielt werden, dass das Licht auf eine bestimmte Binnenzelle concentrirt wird, oder dass sich eine Zelle im diffusen Lichte befindet, obgleich das Blatt etc. einseitig beleuchtet ist[4].

---

1) Böhm, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1856, Bd. 22, p. 479; 1859, Bd. 37, p. 453; Stahl, l. c. p. 340; Schimper, l. c. p. 225. — Sehr schnell entstehen solche Zusammenballungen nach de Bary (Bot. Ztg. 1877, p. 731) bei Acetabularia mediterranea. Bei Vaucheria werden die Zusammenballungen erst durch anhaltende Beleuchtung hervorgerufen, und bei Nitella pflegen sie gar nicht aufzutreten, Stahl, l. c. p. 324.

2) Vgl. z. B. Frank, l. c. p. 261, 295; G. Kraus, Bot. Ztg. 1874, p. 206; Haberlandt, Ueber d. Einfluss d. Frostes auf die Chlorophyllkörner 1876, p. 6 (Separat. a. Oesterreich. Bot. Zeitschrift); Schimper, l. c. p. 166, 235; Moore, l. c. p. 206, 371.

3) Stahl, l. c. p. 346. Dem entspricht es, dass nach H. Winkler (Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 455) bei Bryopsis die Chloroplasten nach dem stärker beleuchteten Theil der Zelle wandern.

4) Dass sich die Chloroplasten im Protonema von Schistostega in dem durch Lichtbrechung entstehenden Strahlenkegel, und zwar auf der von der Lichtquelle abgewandten Zellwand, ansammeln, ist Bd. I, p. 345 mitgetheilt worden.

Wenn sich thatsächlich in complexen Geweben die auf Licht reagirenden Chlorophyllkörper häufig absonderlich gruppiren, so giebt es doch auch ziemlich zahlreiche Fälle, in denen sich bestimmte Zellen in analoger Weise verhalten wie Moosblätter u. s. w. So findet man in den Schwammparenchymzellen des Blattes von Oxalis acetosella die Chloroplasten bei mässiger Beleuchtung auf den zur Blattfläche parallelen Wandungen, also in Flächenstellung (Fig. 80 *a*). Durch Besonnung wird dann zunächst Profilstellung (Fig. 80 *b*) und durch längere, intensive Beleuchtung die durch Fig. 80 *c* gekennzeichnete Zusammenballung und Gruppierung hervorgerufen. Ferner kommt nach Stahl (l. c.) in den Blattzellen von Sempervivum und Sedum die Flächenstellung der

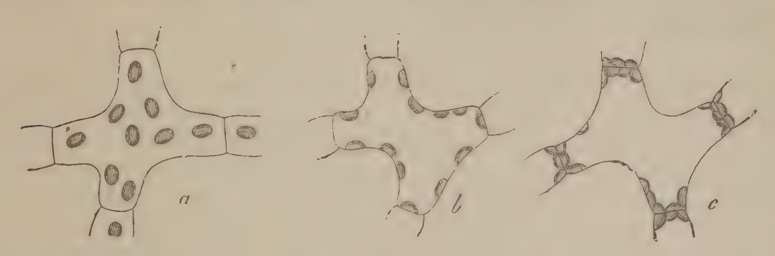


Fig. 80. Schwammparenchymzellen aus der untersten Parenchymlage des Blattes von Oxalis acetosella in einer zur Blattfläche senkrechten Richtung gesehen. *a* Flächenstellung der Chlorophyllkörner in diffusem Licht, *b* Profilstellung nach kurzer Besonnung, *c* Zusammenballung nach längerer Insolation. (Nach Stahl.)

Chlorophyllkörner im Schatten, eine intermediäre Stellung im hellen diffusen Licht und die Zusammenballung im Sonnenlicht zu Stande.

In Folge der Lichtzerstreuung wird im Innern von Gewebemassen eine tropistische Orientirung der Chloroplasten im allgemeinen nicht in gleichem Maasse von Nutzen sein, wie in oberflächlich gelegenen Zellen. Denn in diesen wird durch die Flächenstellung der Chlorophyllkörner die Ausnutzung des einfallenden Lichtes gefördert, und ausserdem durch die Profilstellung, sowie durch die Zusammenballung, die schädigende Wirkung eines zu intensiven Lichts (II, p. 319) auch da gemindert, wo anderweitige Schutzeinrichtungen durch Lagenänderung der Blätter u. s. w. (II, § 62) nicht zur Verfügung stehen.

Eine auffällige photische Lagenänderung der Chloroplasten wird aber nicht allgemein gefunden, auch nicht bei allen oberflächlich liegenden Zellen. So ist z. B. ein solches Orientirungsvermögen bei den Zellen von Cladophora, Nitella, Spirogyra und, wie schon bemerkt, bei den meisten Pallisadenzellen nicht ausgebildet. In diesen würde auch die Ausnutzung des Lichts nur beeinträchtigt werden, wenn die Chlorophyllkörner nicht auf der Seitenwand vertheilt blieben, sondern sich zur Annahme der Profilstellung an den Enden der Zelle anhäuften. Uebrigens ist es durch Stahl[1]) und Haberlandt[2]) bekannt, dass die Beleuchtung in den Pallisadenzellen verschiedener Pflanzen eine ansehnliche Orientirungswirkung ausübt, die Haberlandt besonders dann erheblich fand, als er das Licht senkrecht gegen die Längsachse der durch einen Schnitt frei gelegten Pallisadenzellen wirken liess.

1) Stahl, l. c. p. 377.
2) Haberlandt, l. c. p. 210.

Einen gewissen Vortheil gewährt es, dass auch die unbeweglichen Chloroplasten der Pallisadenzellen bei guter Beleuchtung sich halbkugelig in die Zelle hervorwölben, bei Steigerung der Lichtintensität aber sich abflachen[1]. Denn hierdurch wird die schädigende Wirkung des parallel zur Längsachse der Zelle einfallenden Lichts vermindert, weil dieses dann die Chlorophyllkörner in einem spitzeren Winkel trifft, während die Hervorwölbung der Chlorophyllkörner die Ausnutzung des Lichts begünstigt. Uebrigens sind diese und andere Formänderungen nicht auf die Pallisadenzellen beschränkt, sondern werden bei den Chloroplasten der verschiedenartigsten Zellen im verschiedenen Grade hervorgerufen, und zwar nicht nur durch intensive Beleuchtung, sondern auch durch differente extreme Einwirkungen (dauernde Verdunkelung, Temperaturextreme, Salzlösungen, chemische Einflüsse etc.)[2].

Bis dahin sind weder die auslösenden Lichtwirkungen, noch die mechanischen Mittel aufgedeckt, durch welche die Locomotion der sich orientirenden Chloroplasten besorgt wird[3]. So ist z. B. noch nicht entschieden, ob die bestimmt gerichtete Fortbewegung dadurch erzielt wird, dass sich das photisch empfindliche Chlorophyllkorn eine motorische Thätigkeit des Cytoplasmas nutzbar macht, oder ob die Locomotion durch die Herstellung einer anomogenen Oberflächenspannung von Seiten des Chloroplasten bewirkt wird[4]. Eine andere Möglichkeit, dass den Chlorophyllkörpern selbst gar keine photische Reaction zukommt, dass dieselben vielmehr rein passiv durch das nach dem Lichte (oder vom Lichte hinweg) wandernde Cytoplasma fortgeschleppt werden, ist bei der Orientirung der Chlorophyllbänder von Mougeotia ausgeschlossen und kann aus verschiedenen Gründen nicht die Ursache sein, dass die Chloroplasten von Vaucheria, Moosblättern u. s. w. eine bestimmte Lichtstellung annehmen. Ich erinnere nur daran, dass dann auch der Zellkern etc. mitgeschleppt werden müsste, der aber häufig die Wanderung der Chlorophyllkörner nicht mitmacht, und dass sich an der Sammelstelle der Chloroplasten gewöhnlich keine auffällige Plasmaansammlung[5] findet, die sich bei einer rein passiven Mitschleppung einstellen müsste. Inwieweit und in welchem Sinne die phototactisch reagirenden Chloroplasten nur dirigirend oder activ thätig sind, wird sich erst entscheiden lassen, wenn eine gewisse Einsicht in den

---

1) Diese Formänderung wurde entdeckt von Micheli, Archiv d. scienc. d. Biblioth. univers. d. Génève 1876, Bd. 29, p. 26. Näheres bei Stahl, l. c. p. 357. Dieser fand z. B. bei beschatteten Blättern von Ricinus für die an der Zellwand anliegende Basis eines Chlorophyllkorns im Durchschnitt einen Durchmesser von 0,0063 mm und eine Höhe von 0,0057 mm, während bei besonnten Blättern der Durchmesser 0,0083 mm, die Höhe 0,0036 mm betrug.

2) Thatsachen z. B. bei Stahl, l. c. 1880, p. 303, 361; Schmitz, l. c. 1882, p. 82; Berthold, Jahrb. f. wiss. Bot. 1882, Bd. 13, p. 691; Klebs, Unters. a. d. Botan. Institut z. Tübingen 1883, Bd. 1, p. 268; 1886, Bd. 2, p. 557; Schimper, l. c. p. 240; Moore, l. c. p. 643; Haberlandt, Flora 1888, p. 296; de Vries, Ber. d. bot. Gesellsch. 1889, p. 19; Tswett, Bot. Centralbl. 1897, Bd. 72, p. 329; Kolkwitz, Festschrift f. Schwendener 1899, p. 271.

3) Das Mitreissen der Chlorophyllkörner durch die Plasmaströmung (II, p. 779) lassen wir hier ausser Acht.

4) Siehe Bd. II, p. 740.

5) Nach Frank (l. c. p. 283) soll sich eine gewisse Ansammlung von Plasma in einigen, aber nicht in allen Fällen einstellen.

Orientirungsprocess gewonnen ist[1]). Thatsächlich ist die Annahme von Velten[2]) und Stahl (l. c. p. 351), die Chlorophyllkörper seien activ, ebensowenig bewiesen, wie die Annahme von Frank (l. c. p. 282), Moore (l. c. p. 203, 264), Oltmanns (l. c. p. 211), nach der die Chlorophyllkörper passiv bewegt sind.

Ist es auch klar, dass sich nicht nur das Chlorophyllband von Mougeotia, sondern auch die Chlorophyllkörner von Vaucheria, Moosblättern u. s. w. in bestimmter Weise gegen die Lichtrichtung orientiren, so ist damit nicht ausgeschlossen, dass in anderen Fällen die Lagenänderung durch den Wechsel der diffusen Beleuchtung verursacht wird[3]). Möglicherweise ist Letzteres im Inneren von Gewebecomplexen häufiger der Fall. Auch wurde bereits (II, p. 782) darauf hingewiesen, dass die durch sehr intensive Beleuchtung hervorgerufene Zusammenballung und Umlagerung der Chlorophyllkörner nicht durch eine tropistische Lichtwirkung hervorgerufen wird. Es ist übrigens noch näher aufzuklären, warum sich bei günstiger einseitiger Beleuchtung die Chloroplasten von Vaucheria, Moosblättern u. s. w. nicht auf einer, sondern auf zwei opponirten Flanken sammeln (Fig. 79 *A*, p. 781). Jedenfalls wird dieses nicht durch die ungleiche Reactionsfähigkeit der in einer Zelle vorhandenen Chlorophyllkörner veranlasst, da diese ihre Lage unverändert bewahren, wenn man ein Farnprothallium so wendet, dass die bisherige Schattenfläche nach der Lichtquelle gewandt wird[4]). Folglich sind die Chloroplasten nicht dorsiventral. Dieses gilt auch für die Chlorophyllplatte von Mougeotia, die sich beim Wenden wie ein isolaterales, diaphototropes Gebilde verhält (vgl. Fig. 78, p. 780).

Die Orientirung der Chlorophyllkörper kann aber nicht wohl durch die assimilatorische Thätigkeit bedingt sein, da jene, analog wie andere tropistische Reactionen (II, § 577, 778), fast allein durch die stärker brechbaren Strahlen hervorgerufen wird, also nicht durch die schwächer brechbaren, denen gerade die ansehnlichste assimilatorische Wirkung zukommt[5]). Gegen eine solche Schlussfolgerung spricht auch die Erfahrung nicht, dass die Lage der Chromoplasten,

---

1) In welcher Weise die Bewegung und Orientirung auch zu Stande kommen mag, jedenfalls sind wir nach unserer Begriffsbestimmung (II, p. 547, 753) berechtigt, von Phototaxis zu reden.

2) W. Velten, Aktiv oder passiv? Oesterreich. Bot. Zeitschrift 1876, Nr. 3. — Wie aus Bd. II, p. 740 zu ersehen ist, giebt es bestimmte Bewegungsvorgänge, die man je nach der Auffassung entweder als activ oder als passiv bezeichnen wird.

3) Schon aus den im Bd. II, p. 780 angeführten Reactionen ist zu ersehen, dass bei Moosblättern, Farnprothallien etc. die Orientirung der Chlorophyllkörner wesentlich durch die einseitige Beleuchtung, also nicht, wie Haberlandt (Physiol. Pflanzenanatom. II. Aufl., 1896, p. 234) annimmt, durch die Helligkeitsschwankung verursacht wird. Uebrigens bestehen bei diffusem Licht (also auch am Klinostaten) in der Zelle eines Moosblattes u. s. w. analoge Beleuchtungsverhältnisse wie in einem Glascylinder, der an zwei opponirten Seiten mit mehr oder minder transparentem Papier bekleidet ist und demgemäss an diesen Stellen weniger Licht durchlässt, als an den unbekleideten Partien. Wie in einem derartigen, mit Wasser gefüllten Cylinder die Schwärmzellen phototactisch reagiren, so sind also bei diffusem Licht auch in der Zelle eines Moosblattes die Beleuchtungsbedingungen für eine tropistische Reaction der Chloroplasten gegeben. Es ist ferner klar, dass sich die Schwärmsporen in einem in der beschriebenen Weise hergerichteten Glascylinder, je nachdem die beiden freigelassenen Wandflächen das diffuse Licht in gleichem oder ungleichem Grade durchlassen, an einer oder an zwei Seiten ansammeln, und dass sich bei genügender Steigerung der Lichtintensität die Schwärmzellen an die mit Papier bekleideten Seitenwände begeben werden.

4) Stahl, l. c. p. 350.

5) Borodin, Ueber die Wirkung d. Lichts auf die Vertheilung der Chlorophyllkörner

Leucoplasten[1]) und etiolirten[2]) Chlorophyllkörner durch Beleuchtung nicht wesentlich modificirt wird. Denn es handelt sich stets um eine specifische Reactionsfähigkeit, die auch nicht bei allen Chloroplasten gefunden wird. Vielleicht wird man mit der Zeit auch im Pflanzenreich Chromoplasten[3]) kennen lernen, denen eine phototactische Befähigung zukommt, die bekanntlich bei gewissen chlorophyllfreien Schwärmern etc. ausgebildet ist[4]). Die maassgebenden Factoren lassen sich aber nicht schlechthin daraus erkennen, dass die Orientirungsbewegung der Chloroplasten durch Sauerstoffentziehung[5]), sowie durch Aetherisiren[6]) sistirt werden, und dass überhaupt, wie nicht anders zu erwarten, die Lichtreaction durch die Aussenbedingungen mehr oder minder beeinflusst und modificirt wird.

Natürlich fordert nicht nur die photische, sondern eine jede autogene und aitiogene Bewegung und Gruppirung der Chloroplasten eine causale Erklärung. Dass bei solchen Reactionen sowohl rein mechanische Momente, als auch verschiedene Wechselwirkungen in Frage kommen können, wurde allgemein in II, § 140 erörtert. An dieser Stelle ist u. a. schon darauf hingewiesen, dass wir nicht einmal wissen, warum sich die Chlorophyllkörner unter normalen Bedingungen in einem Vaucheriafaden gleichmässig vertheilen. Sofern aber eine inäquale Vertheilung der Chloroplasten vorliegt, kann diese entweder rein mechanisch, durch die besondere Gestalt der Zelle u. s. w., oder durch polare und andere physiologische Eigenschaften des Protoplasten, oder durch die Aussenbedingungen verursacht sein. So ist es zu verstehen, dass z. B. in den Zellen eines Moosblattes (im Dunkeln) die Chlorophyllkörner auf die zur Oberfläche senkrechten Wandungen wandern, wenn es auch noch nicht ermittelt ist, ob und in welchem Sinne diese Vertheilung durch die verschiedenen Austauschverhältnisse und die differente Inanspruchnahme der einzelnen Wandflächen veranlasst wird. Offenbar handelt es sich aber um verwickelte Verhältnisse, da die Chlorophyllkörper interner Gewebezellen (anscheinend auch im Dunkeln) häufig gerade das Bestreben zeigen, die an eine Nachbarzelle stossende Wandpartie (die Fugenwand) zu meiden und sich an den die Intercellularen begrenzenden, also mit Luft in Berührung stehenden Wandflächenstücken zu sammeln[7]). Uebrigens verlassen die Chloroplasten unter Umständen den Wand-

---

1869. p. 58 (aus Mélanges biologiques Bd. 7); P. Schmidt, Ueber einige Wirkungen des Lichts auf Pflanzen 1870, p. 27; Frank, Bot. Ztg. 1871, p. 228. Die durch Kaliumbichromatlösung passirenden Strahlen haben nach Frank eine sehr schwache, nach Borodin und Schmidt gar keine Wirkung.

1) Schimper, l. c. p. 204.

2) Nach Beobachtungen von Senn.

3) Der durch Licht veranlasste Farbenwechsel gewisser animalischer Objecte beruht auf der Form- und Lagenänderung von Pigmentzellen. O. Hertwig, Die Zelle u. d. Gewebe 1893, p. 81.

4) Vgl. Bd. II, § 145. — Nach Berthold (Jahrb. f. wiss. Bot. 1882, Bd. 13, p. 690) finden sich bei Chylocladien eigenthümliche Platten aus plasmatischer Substanz, die in analoger Weise phototactisch reagiren wie Chlorophyllkörner.

5) J. Demoor, L'étude d. l. physiolog. d. l. cellule 1894, p. 54 (Separat. aus Archives d. Biologie Bd 13). Lewis (Annals of Botany 1898, Bd. 12, p. 421) beobachtete in Wasserstoff eine phototactische Reaction der Chlorophyllplatte von Mesocarpus.

6) F. Elfving, Ueber die Einwirkung von Aether u. Chloroform auf d. Pflanze 1886, p. 16 (Sep. a. Öfversigt af Finska Vetensk-Soc. Förh. Bd. 28).

7) Stahl, l. c. p. 332; Haberlandt, Bericht d. botan. Gesellsch. 1886, p. 217. — Nach Haberlandt pflegen diejenigen Zellenwandstücke, durch welche ein regelmässiger

belag, und zuweilen besteht, besonders so lange in dem Chlorophyllkorn grössere Stärkekörnchen fehlen, die Tendenz, sich um den Zellkern zu gruppiren[1]).

Schnelligkeit der Reaction. Besonders schnell reagiren die Chlorophyllbänder von Mesocarpus[2]). Jedoch können sich auch die Chloroplasten von Funaria und anderen schneller reagirenden Pflanzen in weniger als einer Stunde aus der Nacht- in die Tagstellung begeben, während dieser Uebergang bei langsamer arbeitenden Pflanzen erst in einigen oder vielen Stunden vollbracht wird[3]). Analog wie bei anderen Reizbewegungen (II, p. 366) pflegt der Uebergang in die photische Reizstellung schneller von statten zu gehen, als (bei Ausschaltung des Reizes) die Rückkehr in die frühere Gleichgewichtslage des Lichtreizes[4]).

Bei genügend schnell reagirenden Objecten wird also durch den täglichen Beleuchtungswechsel eine tägliche periodische Veränderung der Anordnung der Chlorophyllkörner veranlasst. Hierdurch werden besonders diejenigen Pflanzentheile, deren Chlorophyllkörner bei Beleuchtung an die Aussenwand wandern (z. B. bei Marchantia), am Tage ein etwas tiefer grünes Colorit annehmen. Die fortschreitende Abblassung bei längerer Verdunkelung, die man bei gewissen Pflanzen beobachtet, wird ausserdem durch anderweitige Umstände (pathologische Umlagerung und Aenderung der Chloroplasten bezw. des Chlorophylls etc.) hervorgerufen. Somit sind auch die Schattenbilder, die man nach dem Vorgehen von Sachs[5]) erhält, wenn man ein Blatt etc. durch partielles Umhüllen mit Stanniol oder Papier theilweise verdunkelt, nicht allein durch die primäre Veränderung der photischen Orientirung hervorgerufen. Ebenso wird das Erblassen grüner Pflanzentheile bei intensiver Besonnung[6]) zum Theil durch die Chlorophyllverlagerung (II, p. 781), in der Hauptsache aber wohl durch eine partielle Zerstörung des Chlorophylls bewirkt (vgl. II, § 69).

Historisches. Die Umlagerung der Chlorophyllkörner in den besonnten Blättern von Crassulaceen wurde von Böhm[7]) entdeckt. Jedoch wurden diese und andere Gruppirungen näher erst von Famintzin[8]), Borodin[9]) und besonders von Frank[10]) studirt, die auch die Veränderung des Reactionserfolges mit der Lichtintensität erkannten. Während Frank diese Lagenänderungen nur als Folgen der diffusen Lichtwirkung, d. h. der Veränderung des phototonischen

---

Stoffaustausch stattfindet, von Chlorophyllkörnern entblösst zu sein. Nähere Studien zur Präcisirung der maassgebenden Factoren sind noch nicht veröffentlicht.

1) Siehe z. B. Schimper, l. c. p. 206; Berthold, Protoplasmamechanik 1886. p. 140, 169; Haberlandt, Flora 1888, p. 304.

2) Bd. II, p. 780. — Siehe ferner Stahl, l. c. p. 301; Oltmanns, l. c.; Lewis, l. c. p. 418. Lewis stellte auch Versuche über Inductionszeit und Nachwirkung an.

3) Angaben finden sich in den citirten Arbeiten.

4) Belege bei Stahl, l. c. p. 329; Schimper, l. c. p. 225; Moore, l. c. p. 233, sowie auch schon bei Borodin und Frank.

5) Sachs, Sitzungsb. d. Sächsischen Gesellsch. d. Wissenschaft. 1859, p. 226; Stahl, l. c.

6) Zuerst beobachtet von Marquart, Die Farben d. Blüthen 1835, p. 47.

7) Böhm, Sitzungsb. d. Wiener Akadem. 1856, Bd. 22, p. 479; 1859, Bd. 37, p. 453.

8) Famintzin, Jahrb. f. wiss. Bot. 1867—68, Bd. 6, p. 45.

9) Borodin, Bullet d. l'Academ. d. St. Pétersbourg 1867, IV, p. 482; Mélanges biologiques d. St. Pétersbourg 1869, Bd. 7, p. 50.

10) Frank, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 216.

Zustands ansieht, lässt Stahl[1]) die Orientirung der Chloroplasten, vielleicht zu einseitig, durch die Lichtrichtung zu Stande kommen. Im übrigen wurden durch Stahl unsere Kenntnisse über die Orientirung der Chlorophyllkörper im hohen Grade geklärt und erweitert. Weiterhin haben dann besonders Schimper[2]), Haberlandt[3]) und Moore[4]) werthvolle Beiträge geliefert. Von Schimper und Haberlandt wurde sowohl die tropistische wie die phototonische Lichtwirkung in Betracht gezogen, jedoch wurde die erstere von diesen Forschern augenscheinlich unterschätzt. Bemerkt sei noch, dass Frank für die normale Lichtorientirung der Chlorophyllkörner die Bezeichnung Epistrophe, für die Dunkelstellung und ähnliche Lagerungen, die durch andere Factoren hervorgerufen werden, die Bezeichnung Apostrophe vorschlug. Von Schimper (l. c. p. 221), der ebenso wie Moore (l. c. p. 203) die Frank'schen Bezeichnungen in etwas anderem Sinne verwendet, wurde die Zusammenballung der Chloroplasten Systrophe genannt.

§ 147. Einwirkungen der Schwerkraft.

A. Mechanische Wirkungen.

Die allgemeine Massenanziehung sucht natürlich einen im Wasser schwebenden Organismus, sowie die Inhaltsmassen der Zelle, je nachdem das specifische Gewicht des umgebenden Mediums geringer oder grösser ist, zum Sinken oder zum Emporsteigen zu bringen[5]). Diese angestrebten Bewegungen werden aber bei kleinen Körpern, aus bekannten und bereits (II, p. 698) angedeuteten Gründen, schon in Wasser und in noch höherem Grade in einem zähflüssigen Medium verzögert. Desshalb genügt schon eine geringe Bewegungsthätigkeit des Körpers oder des umgebenden Mediums, um die physikalische Wirkung der Schwerkraft zu eliminiren. Durch eine genügende Steigerung der Centrifugalkraft können aber die durch die Wirkung der Gravitation erstrebten Bewegungen und Vertheilungen stets herbeigeführt werden.

Aus rein physikalischen Gründen werden sich also specifisch schwerere Körper (Krystalle, Methylenblauniederschläge etc.)[6]) in dem Zellsaft verhältnissmässig schnell, in dem zähflüssigen Protoplasma aber nur langsam, oder, bei genügender Cohäsion des Protoplasmas, gar nicht senken. Thatsächlich wird durch diese Verhältnisse im Vereine mit den in der Zelle bestehenden Bedingungen und Bewegungen (vgl. II, § 140) erzielt, dass der physikalische Einfluss der Schwerkraft in der Vertheilung der specifisch schwereren Körper (Zellkern, Chlorophyllkörner etc.), sowie der specifisch leichteren (Vacuolen, Oeltropfen etc.) gewöhnlich nicht oder wenig bemerklich wird. Ebenso

---

1) Stahl, Bot. Zeitung 1880, p. 297.

2) Schimper, Jahrb. f. wiss. Bot. 1885, Bd. 16, p. 203.

3) Haberlandt, Bericht d. botan. Gesellschaft 1886, p. 209.

4) Moore, Journal of the Linnean Society 1888, Bd. 24, p. 200. — Dass die Formänderung der Chloroplasten von Micheli entdeckt wurde, ist Bd. II, p. 784 mitgetheilt.

5) Ueber die mechanische Wirkung der Schwerkraft auf die Pflanzen siehe auch Bd. II, § 29, 128.

6) Pfeffer, Untersuch. a. d. Botan. Institut z. Tübingen 1886, Bd. 2, p. 189; A. Zimmermann, Beiträge z. Morpholog. u. Physiologie d. Pflanzenzelle 1893, p. 68.

pflegt sich die Plasmamasse, die specifisch schwerer als der Zellsaft ist, auch dann nicht in dem erdwärts gewandten Ende der Zelle anzusammeln, wenn sie auf eine Wandschicht reducirt ist. In diesen und anderen Fällen spielt übrigens bei der Herstellung des Gleichgewichtszustandes auch die Oberflächenspannung u. s. w. eine hervorragende Rolle (vgl. II, § 140).

Immerhin kommt in vielen Zellen eine Ansammlung der im Protoplasma befindlichen grösseren Calciumoxalatkrystalle und Stärkekörner, sowie der mit diesen verketteten Chloroplasten und Leucoplasten an der erdwärts gerichteten Seite der Zelle zu Stande[1]). Eine solche Anhäufung der Stärkekörner wird z. B. zumeist in den Zellen der Stärkescheide, sowie der Wurzelhaube gefunden, und nach der inversen Aufstellung des Organes kann man bei manchen Objecten (bei günstigen Temperaturverhältnissen)[2]) schon nach wenigen Minuten den Beginn, nach 10—20 Minuten die Vollendung der physikalischen Umlagerung der Stärkekörner beobachten. Unter diesen Umständen werden also die Stärkekörner (bezw. die Chloroplasten etc.), wie schon Dehnecke fand, in dauernder Bewegung sein, wenn das Organ mit Hilfe des Klinostaten in $^1/_2$—1 Stunde einmal um seine horizontal liegende Längsachse gedreht wird. Es ist also auch verständlich, dass sich z. B. in einer horizontal liegenden Internodialzelle der Characeen die von dem Plasmastrom mitgeführten, schwereren Körper jedesmal in merklicher Weise der Zellwand nähern, wenn sie die erdwärts gewandte Flanke der Zelle passiren[3]).



Fig. 81. Blattzelle von Calypogeia trichomanis, die einer Centrifugalwirkung von 1400 g unterworfen war, deren Richtung durch den Pfeil angegeben ist. An dem centrifugalen Ende haben sich die Chloroplasten, die (grösseren) Oelkörper, sowie die Cytoplasmamasse, mit Ausnahme eines sehr dünnen Wandbelags und einiger Plasmafäden, angesammelt. Verg. 700. (Nach Andrews.)

Durch genügende Steigerung der Massenbeschleunigung (der Centrifugalkraft) werden auch die stärkefreien Chloroplasten, der Zellkern, sowie, bei Vorhandensein von Zellsaft, das Cytoplasma so weit nach dem centrifugalen Ende der Zelle getrieben, dass nur eine äusserst dünne Wandschicht und einzelne oder eine grössere Zahl von sehr dünnen Plasmafäden oder Schaumlamellen erhalten bleiben (Fig. 81)[4]). Auch das in den Chloroplasten von Vaucheria etc.

---

1) C. Dehnecke, Ueber nicht assimilirende Chlorophyllkörper 1880, p. 10; H. Heine, Bericht. d. botan. Gesellschaft 1885, p. 189, Landwirthsch. Versuchsstat. 1888, Bd. 35, p. 170. Neuerdings wurde die Senkung der Stärkekörner mit der Auslösung der geotropischen Reizung in Verbindung gebracht (II, p. 642) und näher verfolgt von Němec, Jahrb. f. wiss. Bot. 1901, Bd. 36, p. 108, 127; Bericht d. botan. Gesellsch. 1902, p. 342; Haberlandt, Bericht. d. botan. Gesellsch. 1902, p. 190; Jahrb. f. wiss. Bot. 1903, Bd. 38, p. 487.

2) Die Verzögerung der Senkung mit der Erniedrigung der Temperatur (vgl. z. B. Němec, l. c. 1901, p. 129) ist eine naturgemässe Folge davon, dass der Widerstand (die innere Reibung) des umgebenden Mediums mit der Abnahme der Temperatur zunimmt. Vgl. z. B. W. Ostwald, Zoologische Jahrb. 1903, Bd. 18, p. 3.

3) Nägeli, Beiträge z. wissenschaftl. Bot. 1860, Heft 2, p. 67—74.

4) D. M. Mottier, Annals of Botany 1899, Bd. 13, p. 325; F. M. Andrews, Jahrb. f. wiss. Bot. 1902, Bd. 38, p. 1; Miehe, Flora 1901, p. 109.

eingeschlossene Oel wird centrifugal mitgerissen, während sich freie Oeltröpfchen und Oelmassen an der entgegengesetzten (centripetalen) Seite der Zelle anhäufen. Ein solcher Erfolg wurde von Mottier bei Cladophora, Spirogyra, Vaucheria, Haaren, überhaupt bei den meisten Zellen durch $1/2$ bis mehrstündige Anwendung einer Centrifugalkraft $= 1900$ g erzielt. Wenn unter diesen Umständen bei einigen sehr dünnfädigen Algen nur eine schwache Umlagerung des Zellinhalts beobachtet wurde, so dürfte der Grund hierfür in dem geringen Durchmesser der Zelle, in Verbindung mit den Eigenschaften und der Anordnung des Zellinhalts, zu suchen sein. Ferner war offenbar in der Hauptsache die Anfüllung der Zellen mit Stärke und Proteinmassen die Ursache, dass Andrews bei den turgescenten Cotyledonen von Pisum und Vicia sativa, sogar bei einer Centrifugalwirkung von 4400 g, nur eine geringe Umlagerung des Zellinhalts beobachtete, die aber ansehnlich ausfiel, als mit der Fortentwickelung der Pflanze ein Theil der Reservestoffe entleert worden war. Nach allen diesen Erfahrungen ist es begreiflich, dass der Inhalt gewisser Zellen wohl bei einer Centrifugalkraft von 1900, aber nicht von 100 g, der Inhalt anderer Zellen aber schon durch eine geringere Massenbeschleunigung eine erhebliche Umlagerung erfährt.

Dass ein sehr dünner Wandbelag und sehr feine Plasmalamellen sogar bei einer Centrifugalwirkung $= 4400$ g erhalten bleiben, erklärt sich, wie hier nur angedeutet sein mag, daraus, dass die umgelagerten Massen gegen die Zellwand gestützt sind, also keinen Zug ausüben, dass ferner die Cohäsion der zudem der Zellhaut adhärirenden Wandschicht, mit der Verdünnung dieser, zunimmt, und dass die besagte Centrifugalwirkung bei kürzeren Zellen nicht ausreicht, um die osmotische Anpressung des Plasmaschlauches aufzuheben.

Abgesehen von den Characeen, die nach Mottier mit dem Abreissen der Chloroplasten geschädigt und getödtet wurden, hielten die anderen Versuchsobjecte die angewandten Centrifugalwirkungen und die erzielten Umlagerungen aus. Es gilt dieses auch für Spirogyra, deren Chlorophyllband durch die erhöhte Massenbeschleunigung an das eine Ende der Zelle getrieben war[1]). In den Blattzellen von Vallisneria, überhaupt in Zellen, in denen eine energische Plasmaströmung thätig ist, wurde die Umlagerung zum Theil in weniger als einer halben Stunde ausgeglichen, während zur Wiederherstellung bei Spirogyra einige Tage, bei Cladophora sogar eine bis einige Wochen nöthig waren. Noch langsamer verlief nach Andrews in den mit Reservestoffen erfüllten Cotyledonen von Helianthus, Cucurbita etc. die Wiederausgleichung, wenn die Wachsthumsthätigkeit verhindert war. Dass sich der Ausgleich in Folge der Wachsthumsthätigkeit der Keimpflanze schneller vollzog, wird offenbar durch die Entleerung der Reservestoffe und die hiermit verknüpften Bewegungsthätigkeiten verursacht. Aus diesen Erfahrungen

---

1) Nach Dehnecke (l. c. p. 11) werden stärkehaltige Chlorophyllkörner, die am Klinostaten eine dauernde Umlagerung erfahren, bei länger fortgesetzter Drehung endlich, unter Ausstossung der Stärkeeinflüsse, deformirt. Es ist aber nicht näher untersucht, ob dieses Resultat durch die fortwährende Lagenänderung oder durch andere Umstände herbeigeführt wird. — Auf die Dauer wird übrigens eine hohe Centrifugalwirkung und die durch diese bewirkten Umlagerungen nicht ertragen werden. Eine gewisse Wachsthumsstörung wird nach Andrews (l. c. p. 21) auch schon durch eine kurzdauernde, intensive Centrifugalwirkung hervorgerufen.

ergiebt sich, wie schon früher (II, p. 738) erwähnt wurde, dass eine Störung der Gleichgewichtslage im Protoplasma, ohne eine besondere motorische Thätigkeit, nur langsam ausgeglichen wird.

Die intracellularen Umlagerungen durch eine höhere Centrifugalwirkung, die zuerst von Mottier und Andrews im Leipziger Institut verfolgt wurden[1]), lassen sich u. a. zur Ermittlung des relativen specifischen Gewichts der differencirten Inhaltsmassen nutzbar machen. Von den genannten Autoren wurde das specifische Gewicht des Cytoplasmas, sowie des Zellkerns höher gefunden, als das des Zellsaftes. In dem Nucleus kommt wiederum das relativ höhere specifische Gewicht den Chromatinfäden, sowie dem Nucleolus zu, der bei sehr hoher Centrifugalkraft öfters aus dem Zellkern herausgeschleudert wird (Andrews, l. c. p. 36; Mottier, l. c. p. 352). Wenn nach Němec[2]) der Zellkern in den Zellen der Wurzelhaube bei inverser Aufstellung zenithwärts wandert, so kann dieses somit nicht rein mechanisch, durch sein geringeres specifisches Gewicht bewirkt werden. Müssen wir auch dahingestellt lassen, ob diese Bewegung durch die entgegengesetzt gerichtete Umlagerung der Stärkekörner (II, p. 789) verursacht wird, so haben wir doch zunächst dem sich aufwärts bewegenden Zellkern negative Geotaxis zuzuschreiben.

Ferner erwiesen sich als specifisch schwerer die stärkefreien Chloroplasten, sowie alle Chromatophoren, mit Ausnahme derer im Blumenblatt von Caltha palustris, die sich nach Andrews (l. c. p. 37) an der centripetalen Seite der Zelle sammeln. Durch die centrifugale Wanderung der Oelkörper der Lebermoose (vgl. Fig. 81, p. 789) wird aber bestätigt, dass diese eben nicht allein aus fettem Oel bestehen, das, wie schon erwähnt, in centrifugaler Richtung wandert[3]). Eine Scheidung durch hohe Centrifugalkraft wird, analog wie in der Milch, auch im Milchsaft der Pflanze erzielt (Andrews, l. c. p. 24).

In wie weit eine transitorische Umlagerung oder eine solche, die durch eine zulässige Centrifugalwirkung dauernd erhalten wird, die gesammte oder die localisirte Thätigkeit der Pflanze beeinflussen, ist noch nicht näher untersucht. Uebrigens vermochte Mottier (l. c. p. 331, 357) durch die einseitige Anhäufung des Plasmas, in dem Bd. II, p. 44 Anm. gekennzeichneten Sinne, eine inäquale Zelltheilung herbeizuführen, und Miehe[4]) gelang es, durch Centrifugalwirkung die Polarität der Spaltöffnungsanlage im Blatte gewisser Monocotylen umzukehren.

B. Geotactische Reactionen.

Nach den vorliegenden, wenig ausgedehnten Studien sind gewisse freibewegliche Organismen mit geotactischer Reizbarkeit ausgestattet. So reagiren nach Fr. Schwarz[5]) Euglena viridis und Chlamydomonas pulvisculus, nach Aderhold[6]) ausserdem Haematococcus lacustris und in geringem Grade die Schwärmer von Ulothrix tenuis negativ geotactisch. Ebenso verhält sich nach

---

1) Es wurde hierzu die in Bd. II, p. 572 erwähnte Centrifuge verwandt.
2) Němec, Ber. d. bot. Gesellsch. 1902, p. 344. Vgl. dazu Andrews, l. c. p. 35.
3) Vgl. Andrews, l. c. p. 34, sowie dieses Buch, Bd. I, p. 478 Anm.
4) Miehe, Flora 1901, p. 109.
5) Fr. Schwarz, Ber. d. botan. Gesellsch. 1884, p. 51.
6) R. Aderhold, Jenaische Zeitschrift f. Naturwissensch. 1888, N. F. Bd. 15, p. 321. Massart, Bullet. d. l'Academ. royale de Belgique 1891, 3. sér., Bd. 22, p. 164;

Massart[1]) Chromulina Woroniniana bei 15—20 C., während bei 5—7 C. eine positiv geotactische Bewegung eintritt. Vielleicht dient ein solcher geotactischer Stimmungswechsel häufiger dazu, um locomotorische Organismen (unabhängig von der Beleuchtung) zu veranlassen, sich, je nach dem Ausmaass der Temperatur, in tiefere oder höhere Wasserschichten zu begeben[2]). Allerdings wurden von Aderhold[3]) Euglena viridis und Chlamydomonas pulvisculus bis 0° immer nur negativ phototactisch gefunden.

Bei Oscillarieen und Diatomeen konnte Aderhold (l. c. p. 322) keine Geotaxis constatiren, die vielleicht in geringem Grade gewissen Desmidieen zukommt[4]). Ferner sind Polytoma uvella[5]) und verschiedene Infusorien[6]) Beispiele von chlorophyllfreien Objecten, die geotactisch reagiren. Auch wurde von Massart (l. c.) eine Art von Spirillum negativ, eine andere Art unter denselben Bedingungen positiv geotactisch befunden[7]). Hinwiederum geht nach Stahl[8]) eine geotactische Reactionsfähigkeit den Plasmodien der Myxomyceten ab, die nach diesem Forscher mit dem Herannahen der Fruchtkörperbildung desshalb aus dem Substrate hervortreten, weil in diesem Entwickelungsstadium an Stelle des bisherigen positiven Hydrotropismus ein negativer tritt. Ob das Protoplasma in gewissen hautumkleideten Zellen durch eine geotactische Sensibilität zu einer bestimmt gerichteten Wanderung veranlasst wird (II, p. 643), oder ob in manchen Fällen der Zellkern eine activ geotactische Bewegung ausführt (II, p. 791), ist noch nicht sichergestellt.

Von einer geotactischen Reizbewegung kann aber nicht die Rede sein, wenn ein Organismus, der bis dahin vermöge seines specifischen Gewichts im Wasser sank, durch die autogene Verminderung seines specifischen Gewichts ein rein mechanisches Aufsteigen herbeiführt (II, p. 698). Eine solche rein mechanische Wirkung liegt auch dann vor, wenn einfach die Lage des Schwerpunktes verursacht, dass die Körperachse und damit die Bewegungsrichtung eines Schwärmers (II, p. 701) parallel zum Lothe gerichtet wird[9]). Dass aber die

---

P. Jensen, Botan. Centralbl. 1893. Bd. 56, p. 20. — Die Versuche wurden im Dunkeln und zwar z. Th. in beiderseits offenen, mit Wasser gefüllten Capillaren ausgeführt. Fr. Schwarz beobachtete auch das Aufsteigen in mit Wasser durchtränktem Sand.

1) Massart, l. c. p. 164. Ueber den phototactischen Stimmungswechsel von Chromulina vgl. Bd. II, p. 773.

2) Ueber den geotactischen Stimmungswechsel von Infusorien siehe z. B. J. Sosnowsky, Bot. Centralbl. 1901, Bd. 88, p. 199.

3) Aderhold, l. c. p. 320. In den Versuchen von Schwarz (l. c.) hörte bei +5—6° C. die geotactische Reaction auf.

4) Klebs, Biolog. Centralbl. 1885, Bd. 5, p. 360; Aderhold, l. c. p. 359.

5) Massart, l. c. p. 162.

6) Vgl. z. B. Massart, l. c. p. 166; Jensen, l. c.; Mendelsohn, Centralbl. f. Physiolog. 1895, Bd. 9, p. 374. — Für andere Thiere siehe z. B. J. J. Loeb, Centralbl. f. Physiolog. 1891, p. 429; 1893, Bd. 7, p. 304.

7) H. Zikes, Centralbl. f. Bacteriol., II. Abth. 1903, Bd. 11, p. 59.

8) Stahl, Bot. Zeitung 1884, p. 168. — Eine negative Geotaxis war von Rosanoff (Mém. d. l. soc. d. scienc. naturell. d. Cherbourg 1869, Bd. 14, p. 149) und Baranetzki (ebenda 1876, Bd. 19, p. 322) angenommen, aber bereits von Strasburger (Wirkung d. Lichts u. d. Wärme auf Schwärmsporen 1878, p. 71) bezweifelt worden.

9) Eine solche Ansicht vertritt Verworn, Psycho-physiolog. Protistenstudien 1889, p. 122.

geotactischen Reizbewegungen nicht auf diese Weise erzielt werden, beweisen schon diejenigen Schwärmzellen, die sich trotz der excentrischen Lage des Schwerpunktes nicht geotactisch verhalten, sowie z. B. Chromulina, die, je nach der Stimmung, positiv oder negativ geotactisch reagirt. Auch müsste sich nach Jensen[1]) Euglena viridis vermöge der Lage des Schwerpunktes positiv und nicht, wie es in Wirklichkeit zutrifft, negativ geotactisch zeigen. Dass aber die Schwärmzellen sogar eine vermehrte Last zu heben vermögen, wurde schon früher erwähnt (II, p. 704). Bei dieser Gelegenheit ist auch mitgetheilt worden, dass Euglena viridis und Chlamydomonas pulvisculus entgegen ihren negativ geotactischen Bestrebungen erst dann zu Boden gerissen werden, wenn die Centrifugalkraft auf das 8fache gesteigert wird. Andererseits liegt nach Fr. Schwarz (l. c.) bei Chlamydomonas die geotactische Reizschwelle bei 0,2—0,3 g.

Ob die geotactische Reizung durch die Senkung von Inhaltskörpern, oder, wie Jensen annimmt (II, p. 644), durch die Druckdifferenz des Wassers, oder auf andere Weise zu Stande kommt, ist nicht sichergestellt (vgl. II, p. 640).

§ 148. Diffuse chemische Einwirkungen.

Wie alles vitale Geschehen, so sind auch die locomotorischen und intracellularen Bewegungen von dem Stoffumsatz im Organismus abhängig und kommen desshalb bei unzureichendem Betriebsstoffwechsel sogleich oder nach einiger Zeit zum Stillstand[2]). Das ist somit auch der Fall, wenn der Sauerstoff den aeroben Organismen entzogen wird, die aber in der Regel noch bei sehr weitgehender Luftverdünnung eine gewisse Bewegungs- und Wachsthumsthätigkeit aufrecht zu erhalten vermögen[3]). Andererseits wird bei den typischen Anaeroben durch Luftzutritt, und ebenso bei den Aeroben durch eine genügende Steigerung der Partiärpressung des Sauerstoffes, die Hemmung und Sistirung des Wachsthums und der Bewegung verursacht[4]). Die facultativ anaeroben Bacterien bieten aber nach den Untersuchungen Ritter's[5]) ein Beispiel dafür, dass bei Entziehung des Sauerstoffs die Bewegung bei Organismen sistirt wird, die sich auch anaerob entwickeln. Unter diesen Umständen bleiben diese Organismen somit bewegungslos, bis die ausgebildete Bewegungsfähigkeit durch den Zutritt von Sauerstoff activirt wird. Während in diesem Falle die motorische Thätigkeit ausgeschaltet wird, dürfte bei anderen Pflanzen durch die Sauerstoffentziehung zunächst das Wachsthum und erst späterhin die Bewegungsthätigkeit, insbesondere die Plasmaströmung, aufgehoben werden (vgl. II, § 141).

Naturgemäss muss die Entziehung der Nahrung, oder auch nur eines unentbehrlichen Nährstoffs, früher oder später die Verlangsamung und endlich

1) P. Jensen, Botan. Centralbl. 1893, Bd. 56, p. 21.
2) Vgl. z. B. Bd. I, p. 268, 577; Bd. II, p. 1, 76, 127, 340, 750.
3) Vgl. Bd. I, § 105, 31.
4) Siehe Bd. I, p. 548; II, p. 132.
5) G. Ritter, Flora 1899, p. 329. Siehe auch diesen Bd. II, p. 750.

das Aufhören der Bewegungsthätigkeit zur Folge haben. Letztere kommt begreiflicherweise vor dem Absterben zum Stillstand, doch scheint besonders die Plasmaströmung bei hungernden Pflanzen bis nahe an die Lebensgrenze fortgesetzt zu werden[1]). Es ist aber selbstverständlich, dass durch Zufuhr der Nahrung (bezw. des Sauerstoffes) die Bewegung beschleunigt oder wieder erweckt wird, wenn sie durch Nahrungsmangel (bezw. Sauerstoffmangel) verlangsamt oder sistirt war.

Um den Einfluss einer partiellen oder totalen Sauerstoffentziehung unter dem Mikroskop zu verfolgen, benutzt man bekanntlich eine der verschiedenartigen Gaskammern[2]), aus der man den Sauerstoff ganz oder theilweise durch ein indifferentes Gas oder mit Hilfe der Luftpumpe entfernt. Die in Fig. 82 dargestellte einfache Gaskammer[3]), die sich in meinem Institut vielfach als vortheilhaft bewährte, besteht aus einem Messingrahmen, in dessen Unterseite die Glasplatte *a* mit Siegellack eingesetzt ist. Die kreisförmige Oeffnung auf der Oberseite wird dann durch ein Deckglas *b*, oder, bei Evacuationsversuchen, durch eine genügend

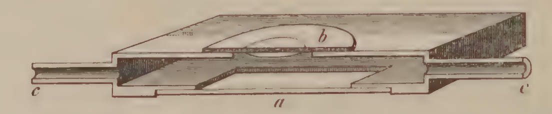


Fig. 82. Median halbirte Gaskammer in ca. 1/7 der natürl. Grösse.

starke Glasplatte geschlossen, die mittelst (mit Colophonium versetztem) Vaselin luftdicht aufgesetzt wird, und auf deren Innenseite das Versuchsobject im Hängetropfen untergebracht ist. Die Ansatzröhren *c* dienen zur Zu- und Ableitung des Wasserstoffs etc. oder zur Verbindung mit der Luftpumpe und dem Manometer, bei deren Anwendung man sehr leicht eine jede gewünschte Sauerstoffdichte herstellen oder durch wiederholtes Zuleiten von Wasserstoff und Evacuiren eine schnelle Entfernung des Sauerstoffs erzielen kann[4]). Nöthigenfalls lässt sich durch die Bewegungslosigkeit aerober Bacterien, die man in geringer Zahl dem Hängetropfen zugiebt, die Abwesenheit von Sauerstoff controliren[5]). Unter Umständen empfiehlt es sich, eine Recklingshausen'sche etc. Glaskammer anzuwenden, und

---

1) Siehe z. B. Kühne, Zeitschr. f. Biologie 1898, N. F. Bd. 18, p. 85; Ritter l. c. p. 355. Ueber Plasmaströmung in etiolirten Pflanzen siehe auch Bd. II, p. 751. — Wir lassen hier ausser Acht, dass öfters durch Hunger die Bildung von Dauerzuständen etc. veranlasst wird (vgl. Bd. II, p. 134, 248). Auch gehen wir nicht auf die durch Hunger verursachten Veränderungen im Plasma und in der Zelle ein. Ueber Infusorien etc. siehe H. Wallengren, Zeitsch. f. allgem. Physiol. 1902, Bd. 1, p. 67.

2) Beschreibung und Abbildungen verschiedenartiger Kammern finden sich z. B. bei A. Zimmermann, Das Mikroskop 1895, p. 220, 223, sowie in den Preislisten verschiedener Firmen.

3) Vgl. Botan. Zeitung 1887, p. 31 und Clark, Bericht d. botan. Gesellsch. 1888, p. 274.

4) Durch den genügend grossen Rauminhalt der Kammer ist dafür gesorgt, dass der Sauerstoff auch bei einer sehr geringen Partiärpressung nicht sobald erschöpft wird. Uebrigens lässt sich durch geeignete Vorrichtungen erzielen, dass durch die continuirliche Thätigkeit der Pumpe dauernd etwas Luft nachgezogen und der Druck und die Zusammensetzung der Luft in der Gaskammer constant erhalten werden. — Ueber die Entfernung des Sauerstoffs vgl. auch Bd. I, p. 542.

5) Ueber Bacterien als Reagens auf Sauerstoff vgl. Bd. I, p. 292.

durch Abschmelzen der Zuleitungsröhren einen absolut sicheren Abschluss herzustellen. Näheres über diese und andere Operationen, sowie über die Verwendung von absorbirenden Medien u. s. w., ist in den Originalarbeiten, besonders in denen von Ritter (l. c.), Kühne (l. c.) und Celakovsky (l. c.), nachzusehen. Selbstverständlich können derartige Kammern auch benutzt werden, um das Verhalten gegen verschiedenartige Gase u. s. w. zu prüfen.

Dass aerobe Bacterien, wenn man sie in grösserer Zahl unter Deckglas abschliesst, durch ihre Athmungsthätigkeit schnell den Sauerstoff consumiren und desshalb in wenigen Minuten die Bewegungsthätigkeit einstellen, die durch Sauerstoffzufuhr sofort wieder erweckt wird, ist bereits Bd. I, p. 292 mitgetheilt. Ausser diesen schnell reagirenden Arten giebt es auch Bacterien, die (wie auch gewisse andere, zugleich mit den Bacterien eingeschlossene Organismen) unter gleichen Bedingungen erst nach längerer Zeit bewegungslos werden. Analog verhalten sich die von Ritter[1]) untersuchten, facultativ anaeroben Bacterien, die ihre Bewegungsthätigkeit etwas länger in einer Nährlösung bewahren, die ihnen ein gutes anaerobes Wachsen gestattet. So kam z. B. Spirillum Finkler-Prior in Peptonlösung in 10 Min., in der mit Zucker versetzten Peptonlösung in 35—40 Min. zur Ruhe (Ritter, l. c. p. 342). Andererseits pflegen die obligat anaeroben Bacterien bei vollem Luftzutritt in 1/2 bis 1 Stunde bewegungslos zu werden[2]).

Bei den übrigen aeroben chlorophyllfreien und chlorophyllhaltigen Organismen wird ebenfalls die locomotorische Thätigkeit durch die Sauerstoffentziehung z. Th. bald, z. Th. erst nach längerer Zeit sistirt[3]). So kamen in den Versuchen Celakovsky's (l. c. p. 27) (im Dunkeln) Pandorina morum in 11, Euglena viridis in 44, Pelomyxa palustris sogar erst in 72 Stunden zur völligen Ruhe. In den ausgedehnten Untersuchungen Clark's (l. c.) hörte nach Entziehung des Sauerstoffs die Plasmaströmung der Plasmodien, sowie der von Zellhaut umkleideten Protoplasten bei gewissen Pflanzen nach einigen Minuten, bei anderen erst nach 4 Stunden auf[4]). Bei den Characeen aber hält die Plasmaströmung gewöhnlich viel länger an, zuweilen sogar bis zu 19 Tagen[5]). Da bei den von Clark untersuchten Objecten ein Luft-

---

1) G. Ritter, Flora 1899, p. 329. Vgl. Bd. II, p. 793.

2) Beyerinck, Centralbl. f. Bacteriol. 1893, Bd. 14, p. 841; Ritter, l. c. p. 345, sowie die in diesem Buche, Bd. I, p. 550 citirte Literatur.

3) J. Clark, Bericht. d. bot. Gesellsch. 1888, p. 278; L. Celakovsky, Ueber d. Einfluss d. Sauerstoffmangels auf d. Bewegung einiger aeroben Organismen 1898 (Sep. a. Bullet. internation. d. l'Academ. d. Bohême). Nach diesem Forscher (l. c. p. 28) reagiren die sensibeln Organismen, so lange sie sich noch bewegen, auch phototactisch.

4) Die Nothwendigkeit des Sauerstoffs für die Plasmaströmung wurde von Corti 1772 (citirt nach Meyen, Pflanzenphysiol. Bd. II, p. 224) entdeckt und späterhin zunächst von Kühne (Untersuch. ü. d. Protoplasma 1864, p. 88, 105 u. s. w.) und Hofmeister (Pflanzenzelle 1867, p. 49) verfolgt. Von neuen Studien sind besonders zu nennen: Clark, l. c.; Kühne, Zeitschr. f. Biolog. 1898, N. F. Bd. 18, p. 1; G. Lopriore, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 28, p. 571; Bot. Centralbl. 1902, Bd. 89, p. 118; Demoor, Contribut. à l'étude d. l. physiolog. d. l. cellule 1894 (Sep. a. Archiv. d. Biologie Bd. 13); P. Samassa, Ueber d. Einwirkung von Gasen auf Pflanzen 1898 (Sep. a. Verh. d. naturhist. Vereins zu Heidelberg N. F. Bd. 6); G. Ritter, l. c. p. 347; Josing, Jahrb. f. wiss. Bot. 1901, Bd. 36, p. 221. — Aus den Versuchen von J. K. Goebel (Ueber die Durchlässigkeit d. Cuticula 1903, p. 14) ist zu ersehen, dass die Plasmaströmung bei Einlegen in Oel nicht immer aufhört.

5) Kühne, l. c. p. 30; Ritter, l. c. p. 351. Aehnliche Beobachtungen auch schon bei Ewart, Linnean Society 1897, Bd. 33, p. 146, und Farmer, Annals of Botany 1896, Bd. 10, p. 288.

druck von 1—7 mm zur dauernden Unterhaltung der Plasmaströmung genügte[1]), so ist es begreiflich, dass diese, nachdem sie durch Sauerstoffentziehung zum Stillstand gebracht worden war, schon durch eine geringe Partiärpressung des Sauerstoffs wieder erweckt wurde.

Da die Zeit, welche bis zum Eintritt der Sauerstoffstarre verstreicht, offenbar von dem jeweiligen Zustand des Objectes, sowie von den Versuchsbedingungen abhängt, so ist es nicht auffallend, dass die Angaben verschiedener Forscher z. Th. erheblich differiren. Indess dürfte die unvollständige Entfernung oder Fernhaltung des Sauerstoffs die Ursache sein, dass in den Versuchen Lopriore's[2]) die Plasmaströmung der Haare von Tradescantia, Cucurbita etc. weder in Wasserstoff, noch in Kohlensäure zum Stillstand kam. Die Kohlensäure übt übrigens nach den Erfahrungen verschiedener Forscher[3]) mit der Zeit einen schädlichen Einfluss aus, der indess nicht verhindert, dass die Plasmaströmung in einem Gasgemisch aus 80 Proc. Kohlensäure und 20 Proc. Sauerstoff lange anhält[4]). Abgesehen von Pelomyxa (II, p. 355) ist dagegen in keinem Falle ein nachtheiliger Einfluss des Wasserstoffs beobachtet worden. Dasselbe gilt für den Stickstoff. Auch Stickoxydul[5]) und Kohlenoxyd (II, p. 335) scheinen sich bei gewöhnlichem Luftdruck indifferent zu verhalten.

Dass die temporäre oder permanente anaerobe Fortdauer des Wachsens, der Plasmaströmung und anderer Partialfunctionen nicht auf der Verwendung einer (durch Speicherung von freiem Sauerstoff gewonnenen) Sauerstoffreserve beruhen kann, ist genugsam in Bd. I, p. 582 dargethan. Die gänzliche Vernachlässigung der Erfahrungen über die anaeroben Organismen ist aber offenbar die Ursache, dass Kühne[6]) die lange Fortdauer der anaeroben Plasmaströmung bei Chara durch die Annahme einer Sauerstoffreserve zu erklären sucht. Uebrigens lässt sich mit Hilfe der Bacterienmethode (I, p. 292) zeigen, dass auch Chara nach längerem anaerobistischem Aufenthalt im Dunkeln schon bei schwacher Beleuchtung sofort Sauerstoff ausscheidet, dass also auch unter diesen Umständen kein Sauerstoff im Inneren der Zelle gespeichert wird[7]).

---

1) Nach den Erfahrungen über die Athmung (vgl. Bd. I, p. 547) dürfte der Sauerstoff bei so geringer Dichte nicht mehr zur vollen Befriedigung des Athmungsbedürfnisses ausreichen.

2) Lopriore, l. c. 1895, p. 28; vgl. dagegen Samassa, l. c. p. 2. Nach Lopriore, l. c. 1902, p. 118 fällt das Resultat verschieden aus, je nachdem die Objecte am Morgen oder Abend zum Versuche verwandt werden. — Dass die jeweilige Stimmung bedeutungsvoll sein kann, beweist das ungleiche Verhalten der ätherisirten und nichtätherisirten Pflanzen gegen Licht (Bd. II, p. 769). Nach Josing (l. c. p. 221) kommt bei Entziehung des Sauerstoffs die Protoplasmaströmung schneller in den ätherisirten Objecten zum Stillstand.

3) Vgl. z. B. Samassa, l. c. p. 3, und die in Bd. II, p. 333 citirte Literatur.

4) Ein transitorischer Stillstand, den Lopriore (l. c. 1895, p. 573) bei Einwirkung eines solchen Gasgemisches beobachtete, tritt vielfach bei dem schnellen Wechsel der Aussenbedingungen ein. Ueber Accommodation an Sauerstoff u. s. w. vgl. z. B. Bd. II, p. 131, 337.

5) Samassa, l. c. p. 2; C. Kauffmann, Einwirkung d. Anaesthetica auf Pflanzen 1899, p. 16. Wenn Demoor (l. c. p. 35) eine Fortdauer der Strömung in Stickoxydul fand, so wird dieses wohl nicht frei von Sauerstoff gewesen sein.

6) Kühne, l. c. p. 92. Vgl. auch dazu die Widerlegung durch Ritter, l. c. p. 358.

7) Ritter, l. c. p. 350. — Die Inactivirung der Chlorophyllkörper (I, p. 319) war offenbar die Ursache, dass Pringsheim (Sitzungsb. d. Berliner Akadem. 1887, p. 769) durch Bacterien keine Sauerstoffproduction bei Beleuchtung einer Chara nachweisen konnte, die längere Zeit im Dunkeln verweilt hatte.

Auf die locomotorischen und intraplasmatischen Bewegungen wird, ausser den Nährstoffen, bis zu einem gewissen Grade jeder Körper einwirken, der einen Einfluss auf die vitale Thätigkeit ausübt. Im allgemeinen ist also zu erwarten, dass jedes Gift (II, § 72) bei genügender Concentration eine Verlangsamung der Bewegungen verursacht. Vermuthlich wird aber durch eine gewisse inframaximale Wirkung nicht nur eine transitorische oder permanente Beschleunigung der Athmung, des Wachsens etc.[1]), sondern auch der hier behandelten Bewegungen veranlasst, eine Beschleunigung, der vielfach eine vorübergehende Hemmung vorausgehen mag. Wenn diesen Voraussetzungen die Erfahrungen, die bei Einwirkung von Aether, Chloroform, Kohlensäure etc. gewonnen wurden[2]), zwar vielfach, aber nicht immer entsprechen, so ist das schon desshalb nicht wunderbar, weil der Erfolg von verschiedenen Factoren abhängt, so von der chemischen Qualität des Stoffes, von der Concentration, der Schnelligkeit des Einwirkens u. s. w. Uebrigens kann auch schon bei partieller Verdrängung der Luft durch den indifferenten Wasserstoff u. s. w. eine transitorische Hemmung und Beschleunigung ausgelöst werden[3]).

Es wurde bereits (II, p. 466) mitgetheilt, dass in den Blatttentakeln von Drosera die Plasmaströmung im hohen Grade durch alle diejenigen chemischen Reize beschleunigt wird, die eine Krümmungsbewegung auslösen. Ferner wird in dem Blatte von Vallisneria etc. die Plasmaströmung, ebenso wie durch verschiedene andere Eingriffe (II, p. 752), auch durch eine transitorische Chloroformirung[4]) und voraussichtlich durch mannigfache chemische Einwirkungen hervorgerufen.

Sehr leicht werden, wie lange bekannt ist, die Plasmaströmung und die locomotorischen Bewegungen durch Aether und Chloroform, aber auch durch Chloralhydrat und verschiedene andere Anaesthetica aufgehoben[5]). Das scheint in der Regel schon durch eine Einwirkung zu geschehen, durch die das Wachsthum noch nicht ausgeschaltet wird. Dagegen dürfte in manchen Fällen die phototactische, chemotactische u. s. w. Sensibilität früher sistirt werden, als die motorische Thätigkeit[6]). Uebrigens bedarf es im Licht einer höheren, im Dunkeln einer geringeren Aetherwirkung, um die Plasmaströmung zum Stillstand zu bringen (II, p. 769). Ausserdem ist schon (II, p. 769) mitgetheilt, dass im

---

1) Vgl. Bd. I, p. 409, 575; II, p. 127, 339, 752. [Ueber verschiedenartige chemische Einflüsse vgl. auch Ewart, On the physics and physiology of Protoplasmic Streaming 1903, p. 76.]

2) Thatsachen z. B. bei Demoor, l. c. p. 72; Lopriore, l. c. 1895, p. 573, 621; Klemm, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 28, p. 680; Samassa, l. c. p. 2; Kühne, l. c. 1898, p. 36; Farmer u. Waller, Bot. Centralbl. 1898, Bd. 74, p. 377; Kauffmann, l. c. p. 10; Josing, l. c. p. 223. — Ueber Flimmerepithel vgl. Verworn, Allgemeine Physiolog. III. Aufl. 1901, p. 384.

3) Vgl. Lopriore, l. c. p. 621; Kühne, l. c. 1898, p. 36.

4) Hauptfleisch, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 24, p. 220.

5) Damit sich die Concentration des Aethers etc. im Hängetropfen nicht ändert, bringt man auf den Boden der Kammer eine grössere Menge Wasser mit gleichem Aethergehalt. Vgl. über Aetherwirkungen u. s. w. Bd. II, p. 345, 348.

6) Vgl. Bd. II, p. 751, 773. Ueber die Beeinflussung der Krümmungsbewegungen Bd. II, p. 534, 611. [Nähere Studien enthält die inzwischen erschienene Arbeit von Rothert, Jahrb. f. wiss. Bot. 1903, Bd. 39, p. 1.]

Dunkeln die Plasmaströmung still steht, wenn nicht Kohlensäure oder an deren Stelle eine geringe Menge einer anderen freien Säure vorhanden ist.

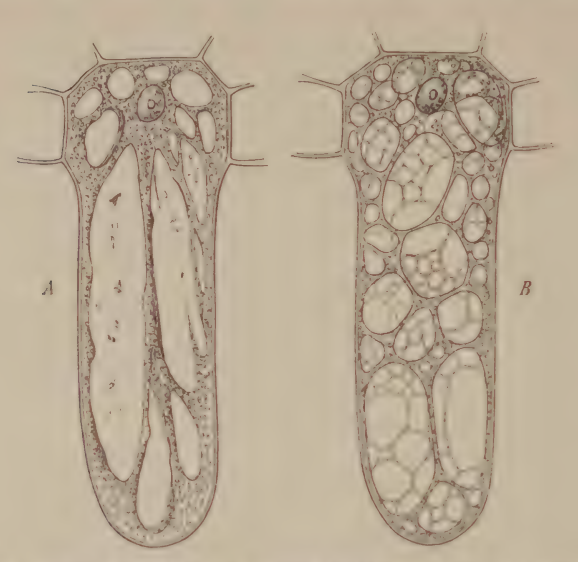


Fig. 83. Junges Wurzelhaar von Trianea bogotensis. *A* vor, *B* 1 Stunde nach der Behandlung mit sehr verdünnten Ammoniak. Vergr. 1000/1.

Durch die Steigerung der Säurewirkung, und zwar schon durch eine sehr geringe Menge von Salzsäure etc., wird die Plasmaströmung sistirt. Das geschieht auch durch geringe Mengen von Ammoniak und anderen starken Alkalien[1]). In beiden Fällen wird durch eine genügende Einwirkung eine Deformation des Protoplasmas bewirkt, die bei der Anwendung von Alkalien bis zur Bildung eines schaumigen Protoplasmas fortschreitet, ohne dass die Fähigkeit verloren ginge, nach Entfernung des Reagens die normale Gestaltung wieder herzustellen (Fig. 83). Durch Methylviolett und Bismarckbraun[2]), sowie durch Coffein[3]) etc., kann aber auch eine auffällige Deformation ohne Sistirung der Plasmaströmung hervorgerufen werden.

Vgl. ferner über die chemische Beeinflussung der Kern- u. Zelltheilung II, § 12, p. 744; der Kerngestaltung II, p. 712 Anm.; der Vacuolen II, p. 736.

§ 149. Chemotaxis und Osmotaxis.

Es wurde bereits in Bd. II, § 115 darauf hingewiesen, dass besonders bei verschiedenen locomotorischen Organismen durch eine anomogene Stoffvertheilung eine tropistische Reaction hervorgerufen wird, die wir, je nachdem die chemische Qualität oder die osmotische Leistung als Reiz empfunden wird, Chemo-

1) Klemm, l. c. p. 658. Die hemmende Wirkung von Ammoniak wurde schon beobachtet von Dutrochet, Annal. d. scienc. naturell. 1838, II. sér., Bd. 9, p. 66, sowie von Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 392. Die Einwirkung verschiedener anderer Stoffe ist bei Dutrochet, Kühne, Hofmeister, Jürgensen (Studien d. physiologischen Instituts in Breslau 1861, I, p. 107), Klemm u. s. w. behandelt. — Ueber die leichte Alteration von Plasmodien vgl. Bd. II, § 136 und die dort citirte Literatur.

2) Pfeffer, Untersuch. a. d. Botan. Institut zu Tübingen 1886, Bd. II, p. 250, 262, 264.

3) Klemm, l. c. p. 665.

taxis oder Osmotaxis (Tonotaxis) nennen; Reactionen, die dann im näheren topischer oder phobischer Natur sein können (II, p. 755). An den citirten Stellen ist auch erörtert, dass und warum es nicht immer leicht ist, Chemotaxis und Osmotaxis auseinander zu halten, und dass es nicht in allen Fällen entschieden ist, ob eine topische oder eine phobische Chemotaxis bezw. Osmotaxis vorliegt. Bevor wir indess näher auf diese und andere Verhältnisse eingehen, sollen zunächst die hauptsächlichen Erfahrungen über das Vorkommen von Chemotaxis und Osmotaxis bei gewissen vegetabilischen Organismen mitgetheilt werden.

In methodischer Hinsicht handelt es sich immer darum, ein Concentrationsgefälle herzustellen. Das wird erreicht, wenn man nach meinem[1]) Vorgehen eine einseitig abgeschmolzene (oder anderweitig geschlossene) Glascapillare (von etwa 5—20 mm Länge und 0,03—0,1 mm Durchmesser) mittelst partieller

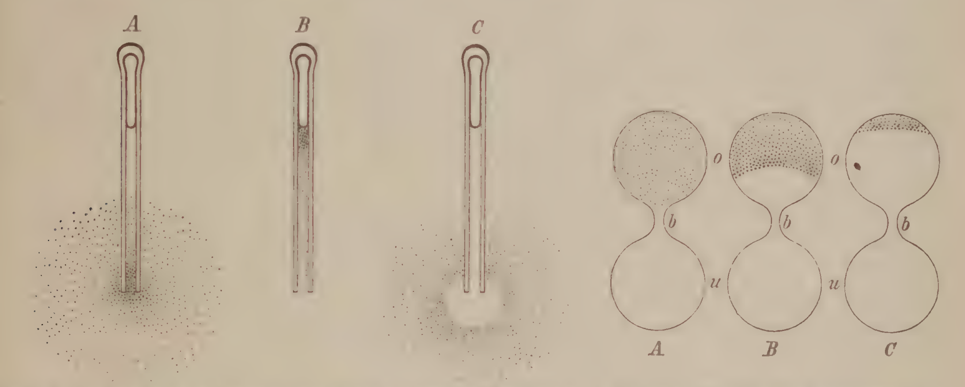


Fig. 84. In der mit 1% Fleischextractlösung gefüllten Capillare *A* haben sich die Bacterien in einigen Minuten in der angedeuteten Weise angesammelt. *B* zeigt eine Anhäufung der Bacterien gegen die in der Capillare befindliche Luftblase, welche nach längerer Zeit in Folge des Sauerstoffmangels und der aerotactischen Reizwirkung zu Stande kam. Die Capillare *C* ist mit angesäuerter Fleischextractlösung gefüllt, und die repulsive Wirkung der Säure hat bewirkt, dass sich die Bacterien in einigem Abstand vor dem Capillarmund anhäuften. (Vergr.)

Fig. 85 *A*. Ein Tropfen Meerwasser *o* mit Spirillum spec. und ein Tropfen destillirtes Wasser *u* wurden durch die Brücke *b* miteinander verbunden. Die Spirillen weichen vor dem destillirten Wasser zurück (*B*) und sammeln sich allmählich (*C*) da, wo das Wasser am reichsten an Salzen ist.

Evacuation oder auf andere Weise (durch Erwärmung, Capillaraufstieg und nachfolgendes Abschliessen etc.) theilweise mit der Lösung des zu prüfenden Stoffes oder Stoffgemisches füllt und diese Capillare mit dem offenen Ende in das (unter Deckglas befindliche oder unbedeckte) Wasser schiebt, das eine genügende

1) Pfeffer, Bericht d. bot. Gesellsch. 1883, p. 524, Untersuch. a. d. botan. Institut z. Tübingen 1884, Bd. 1, p. 367, 451; 1888, Bd. 2, p. 585, 627. In diesen Arbeiten ist Näheres über die fernerhin vielfach angewandte Capillarmethode nachzusehen. Ebenso ist an diesen Stellen dargethan, wie und warum sich mit der Zeit, z. B. in Folge der fortschreitenden Diffusion, des Sauerstoffconsums etc. (vgl. Fig. 84), die Vertheilung der Organismen ändert. — Die mechanischen Strömungen, die bei horizontaler Lage der Capillare, besonders durch das Ausfliessen einer Lösung von höherem specifischen Gewicht, eintreten, werden vermieden, wenn man ein umgelegtes Mikroskop benutzt und die Capillare, mit der Oeffnung nach oben, in verticale Lage bringt. — Wie man die chemotactische Anlockung zum Einfangen und Einsammeln von Organismen anwenden kann, ist in den Tübinger Unters. Bd. II, 639 nachzusehen.

Menge des schwärmenden Organismus enthält. Sofern dieser nicht reagirt, tritt keine Ansammlung ein, die aber sehr bald in und um den Capillarmund bemerklich wird, wenn der Organismus energisch positiv chemotactisch ist (Fig. 84, A u. B)[1]. Verhält sich der Schwärmer aber negativ chemotactisch oder osmotactisch, so wird er von dem Capillarmund zurückweichen, und es wird natürlich eine Anhäufung in einem gewissen Abstand von dem Capillarmund eintreten (Fig. 84 C), wenn mit der zunehmenden Verdünnung der diffundirenden Lösung oder des Lösungsgemisches an Stelle der negativen eine positiv tropistische Reizwirkung tritt (vgl. II, p. 758).

Unter Umständen kann es vortheilhafter sein, das Concentrationsgefälle z. B. dadurch herzustellen, dass man ein Stückchen[2] oder mittelst einer Pipette ein Tröpfchen[3] des zu prüfenden Stoffes unter das Deckglas etc. bringt, oder indem man zwei benachbarte Wassertropfen, von denen der eine den Organismus, der andere den zu prüfenden Stoff enthält, durch eine Wasserbrücke verbindet (Fig. 85)[4], oder indem man in anderer Weise[5] für einen einseitigen Zutritt des Reizstoffes sorgt. Ein Concentrationsgefälle des Sauerstoffs, also die Bedingung für eine aerotactische Reizwirkung, wird natürlich dann geschaffen, wenn sich eine Luftblase in einer sauerstoffarmen Flüssigkeit befindet, oder wenn in einer solchen der Sauerstoff durch eine beleuchtete grüne Algenzelle etc. erzeugt wird (vgl. die Figuren in Bd. I, p. 293 u. 334).

Bei der Operation mit Plasmodien kann man diese nach dem Vorgehen Stahl's[6] auf einen Streifen Filtrirpapier bringen, der mit dem einen Ende in Wasser, mit dem anderen Ende in die zu prüfende Lösung taucht. Hierbei muss aber eine Wasserbewegung in dem Papierstreifen vermieden werden, die eine rheotropische Reaction auslösen könnte (II, § 152).

Samenfäden. Ausgezeichnet chemotactisch sind die Samenfäden der Farne[7], die nach einiger Zeit massenhaft ausschwärmen, wenn man eine Anzahl der mit reifen Antheridien besetzten (kleinen) Prothallien, nach schnellem Abspülen, in einem Wassertropfen liegen lässt. Auch dann, wenn die Flüssigkeit in der zugeschobenen Capillare nur 0,01 oder 0,1 Proc. Aepfelsäure (als Na-Salz etc.) enthält, tritt sogleich eine starke Anlockung und nach einiger Zeit eine sehr ansehnliche Ansammlung in der Capillare ein, und selbst bei 0,001 Proc. Aepfelsäure ist eine schwache positiv chemotactische Reaction zu erkennen. Gegenüber dieser sehr starken Reizwirkung der Aepfelsäure tritt die geringere

---

1) Ueber den Sinn von positiver und negativer Chemotaxis und Osmotaxis vgl. Bd. II, p. 581.

2) Ebenso wirken z. B. Fleischstückchen, Fliegenbeine etc. durch die herausdiffundirenden Stoffe. Vgl. z. B. Pfeffer, l. c. Bd. I, p. 467.

3) H. Jennings, Journal of Physiology 1897, Bd. 21, p. 264.

4) H. Massart, Bullet. d. l'Academ. royal. d. Belgique 1891, 3. sér., Bd. 22, p. 152.

5) Vgl. z. B. W. Garrey, American journal of Physiology 1900, Bd. 3, p. 295.

6) H. Stahl, Bot. Zeitung 1884, p. 156. — Ueber den Nachweis der Chemotaxis von Pilzfäden u. s. w. siehe Bd. II, p. 584.

7) Pfeffer, Bericht. d. bot. Gesellschaft 1883, p. 524, Unters. a. d. bot. Institut z. Tübingen 1884, Bd. 1, p. 367; C. Voegler, Bot. Ztg. 1891, p. 641; R. Buller. Annals of Botany 1900, Bd. 14, p. 543.

Reizwirkung zurück[1]), die nach Buller (l. c.) z. B. Kaliumnitrat und Ammoniumphosphat ausüben. Dagegen wurde z. B. mit Ammoniumnitrat, Calciumchlorid, Zuckerarten, Asparagin, Glycerin auch von Buller kein chemotactischer Erfolg erzielt. Wenn ich seinerzeit auch solche Stoffe wirkungslos fand, denen nach Buller ein schwacher positiv chemotactischer Reizwerth zukommt, so erklärt sich dieses daraus, dass ich mit nicht genügend concentrirten Lösungen arbeitete und zudem zumeist nach dem negativen Erfolg mit Stoffgemischen urtheilte, bei denen aus verschiedenen Gründen die schwache chemotactische Wirkung einzelner Bestandtheile eliminirt sein kann (vgl. Buller, l. c. p. 548, 571).

Ebenso wie die active wirkt auch die inactive Aepfelsäure (Pfeffer, l. c. Bd. 2, p. 654), und zwar wurde für die freie Aepfelsäure und die neutralen Salze derselbe Schwellenwerth gefunden (Pfeffer, l. c. p. 381; Voegler, l. c. p. 659). Dagegen hat der Diäthylester der Aepfelsäure, in dem die Aepfelsäure nicht als Ion vorhanden ist, keine chemotactische Wirkung (Pfeffer, l. c. p. 371). Wenn bei Steigerung der Concentration die freie Aepfelsäure, aber nicht deren Salze eine repulsive Wirkung ausüben, so handelt es sich hierbei um einen Reactionserfolg, der auch durch Citronensäure und andere freie Säuren, vermuthlich nach Maassgabe der Acidität (der H-Ionen), zu Stande kommt (Pfeffer, l. c. p. 387; Buller, l. c. p. 567). Auch stärker alkalische Flüssigkeiten, sowie genügend concentrirte Lösungen bewirken eine gewisse Repulsion, die aber öfters nur anfangs hervortritt und die nicht verhindert, dass allmählich eine grössere Zahl der Samenfäden in die Capillare eintritt, in der sie bald bewegungslos werden und mit der Zeit absterben[2]). Die Samenfäden sind also nicht mit einem Reactionsvermögen ausgestattet, das sie alle schädlichen Medien vermeiden lässt. In der That steuern dieselben auch dann in eine Capillare, wenn diese neben etwas Aepfelsäure Quecksilberchlorid etc. enthält, also ein Gift, das den Tod herbeiführt (Pfeffer, l. c. p. 388).

Bei diesen Samenfäden ist leicht zu erkennen, dass die positive Chemotaxis auf einer typischen topotactischen Reaction beruht[3]). Das gilt augenscheinlich auch für die negative Chemotaxis, die durch freie Säuren veranlasst wird. Dagegen ist es noch nicht näher ermittelt, ob die durch concentrirte Lösungen verursachte (osmotactische) Repulsion eine topotactische oder phobotactische Reaction vorstellt (vgl. auch II, p. 757).

Für die Samenfäden von **Selaginella** ist ebenfalls Aepfelsäure, für die Samenfäden der **Laubmoose** dagegen Rohrzucker das hauptsächliche Reizmittel, das ebenfalls schon in einer 0,001 proc. Lösung eine eben merkliche topochemotactische Anlockung verursacht[4]). Ferner werden die Samenfäden der

---

1) Etwas stärker, doch viel schwächer als Aepfelsäure, wirkt Maleinsäure, Pfeffer, l. c. Bd. I, p. 382; Bd. II, p. 655.

2) Pfeffer, l. c. p. 385. Dass Buller (l. c. p. 555) nur schwache oder gar keine Repulsion angiebt, erklärt sich daraus, dass dieser Autor weniger die transitorische Repulsion beachtete, und dass thatsächlich, je nach der Ausführung des Versuchs, der Effect verschieden ausfällt.

3) Vgl. auch Rothert, Flora 1901, p. 388.

4) Pfeffer, l. c. 1884, p. 422, 430. Vermuthlich erfahren auch die Samenfäden

Lebermoose, der Sphagnaceen, sowie von Marsilia augenscheinlich durch chemotactische Reizung in das Archegonium geführt, doch sind die wirksamen Reizstoffe noch nicht präcisirt[1]). Ob die Samenfäden der Fucaceen, wie Bordet annimmt, nur durch eine Contactreizung an der Oberfläche des Eies festgehalten und angehäuft werden (vgl. II, p. 754), oder ob ausserdem ein chemotactischer Reiz anlockend wirkt, ist noch nicht aufgeklärt[2]). Weiter ist noch fraglich, ob die Samenfäden von Chara eine chemotactische Reizung erfahren, die augenscheinlich die copulirenden Schwärmer von Chlamydomonas, sowie von Ulothrix zonata nicht auf einander ausüben[3]). Bei diesen scheint das Zusammentreffen in zweckentsprechender Weise dem Zufall überlassen zu sein. Thatsächlich ist es auch nicht auffallend, dass, ebenso wie bei der Uebertragung des Blüthenstaubes auf die Narbe, bei der Zusammenführung der locomotorischen Sexualzellen verschiedene Mittel nutzbar gemacht sind[4]). Jedenfalls dient aber auch die chemotactische Lockung zunächst nur dazu, die Samenfäden bis zur Eizelle zu lenken, denn ob eine Verschmelzung eintritt, das hängt immer von den specifischen Eigenschaften der Protoplasten ab (II, p. 745). Eine Verschmelzung unterbleibt demgemäss, wenn durch die chemotactischen Eigenschaften, die bei allen Farnkräutern übereinstimmen, die Samenfäden einer Art in das Archegonium einer anderen Art gelenkt und bis zur innigen Berührung mit der Eizelle gebracht werden (Pfeffer, l. c. 1884, Bd. I p. 421; Voegler, l. c. p. 693)[5]). Bei der überwiegenden Reizwirkung der Aepfelsäure ist aber kaum zu bezweifeln, dass die Lockung in das Archegonium der Farnkräuter im wesentlichen durch diesen Stoff bewirkt wird, der sich auch bei den Farnkräutern in ziemlicher Menge findet (Pfeffer, l. c. p. 884; Buller, l. c. 1900, p. 570).

Bacterien. Bei den beweglichen Bacterien, die alle Abstufungen von sehr hoher bis zu sehr geringer Empfindlichkeit bieten, werden sowohl die chemotactischen, als auch die osmotactischen Reactionen auf phobotactische Weise aus-

---

der Laubmoose durch verschiedene andere Stoffe eine schwache chemotactische Reizung. Ueber einige besondere Eigenschaften der Samenfäden der Laubmoose vgl. Pfeffer, l. c.

1) Pfeffer, l. c. 1884, Bd. 1, p. 435, 434, 1888, Bd. 2, p. 655. — Ueber den Befruchtungsvorgang bei den Lebermoosen vgl. auch Strasburger. Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. 7, p. 402; Leitgeb, Flora 1885, p. 330.

2) Thuret, Annal. d. scienc. naturell. 1854, IV. sér., Bd. 2, p. 17; Bordet, Bullet. d. l'Academ. Royal. d. Belgique 1894, 3. sér., Bd. 27, p. 889; Farmer u. Williams, Philosophic. transactions 1898, Bd. 190, p. 633, 643; Buller, Quarterly Journal of Microscopical Science 1902, Bd. 46, p. 148.

3) Pfeffer, l. c. 1884, p. 438, 441.

4) Vgl. Pfeffer, l. c. 1884, p. 447. — Es ist also wohl möglich, dass eine chemotactische Reizbarkeit den Samenfäden von Rana (Massart, Bullet. d. l'Academ. royal. d. Belgique 1888, 3. sér., Bd. 15, Nr. 5 und 1889, Nr. 8) und Echinus (Buller, Quarterly Journal of Microscop. Science 1902, Bd. 46, p. 151) abgeht, dagegen nach Otto Löw (Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1902, Bd. 111, Abth. 3, p. 118) den Samenfäden der Ratte zukommt.

5) Ueber die Bedeutung der Chemotaxis für das Eindringen von Pilzfäden vgl. Bd. II, p. 583.

geführt[1]). Auf sehr empfindliche Bacterienarten üben die meisten Stoffe eine gewisse positiv chemotactische Wirkung aus, die begreiflicher Weise oft nicht bemerklich wird, wenn das Verhalten unempfindlicherer Bacterien gegenüber schlechten Reizstoffen geprüft wird[2]. Bei den meisten Bacterien haben sich als besonders gute Reizstoffe Pepton und Kaliumsalze erwiesen, die es auch bedingen, dass Fleischextract einen hohen Reizwerth besitzt. Dieser pflegt aber z. B. bei Natriumsalzen, Calciumsalzen, Asparagin, Harnstoff geringer, zum Theil sehr viel geringer zu sein, und für Glycerin ist noch keine positiv chemotactische Reizung beobachtet worden, während viele, vielleicht sogar alle Bacterien auf Sauerstoff stark reagiren.

Besonders empfindliche Organismen sind Bacterium termo[3]) und Spirillum undula, bei denen die Reizschwelle schon durch eine Capillarflüssigkeit erzielt wird, die 0,001 Proc. Pepton, Kaliumchlorid oder Fleischextract enthält. Dagegen sind z. B. Spirillum serpens, volutans, Bacillus subtilis und besonders Spir. Finkler-Prior viel weniger empfindlich. Zu den specifischen Eigenheiten gehört es, dass Bact. termo sehr stark, Spir. undula dagegen sehr schwach durch Dextrin angelockt werden[4], während nur einzelne Bacterienarten durch Aether chemotactisch gereizt werden[5]). Ferner wird eine solche Reizwirkung durch Schwefelwasserstoff speciell auf Chromatium Weissii und vermuthlich auf andere Schwefelbacterien ausgeübt[6]), während die sonst ziemlich unempfindlichen Typhus- und Cholerabacillen[7]) durch Kartoffelsaft stark angelockt werden.

Bei steigender Concentration von Neutralsalzen wird auf Bacterium termo keine nennenswerthe, auf Spirillum undula eine starke, auf andere Arten im allgemeinen eine zwischen diesen Extremen liegende, negativ chemotactische oder osmotactische Wirkung ausgeübt[8]. Besonders stark repulsiv wirken freie Säuren (vgl. II, p. 801), die schon bei geringer Concentration verursachen, dass sich Spirill. undula in einiger Entfernung vom Capillarmund ansammelt. Eine schwächere repulsive Wirkung wird durch freie Alkalien, unter Umständen auch durch Alkohol oder Aether[9]), erzielt. Ferner bewirkt schon die Partiärpressung des Sauerstoffs in der Luft eine Repulsion von Spirill. undula und serpens. Schwefelbacterien, sowie anaerobe Bacterien reagiren noch leichter, ja zum Theil so leicht negativ gegenüber Sauerstoff, dass unter den gewöhnlichen Bedingungen eine positiv chemotactische Reaction gar nicht bemerklich wird, die wohl bei den meisten, jedoch nicht bei allen Bacterien nachweisbar ist[10]).

---

1) Siehe Bd. II, p. 757.

2) Näheres bei Pfeffer, Unters. a. d. Botan. Institut zu Tübingen 1888, Bd. 2, p. 582.

3) Was unter Bacterium termo verstanden wird, ist bei Pfeffer, l. c. p. 590 nachzusehen. Ueber die Veränderlichkeit der Eigenschaften vgl. II, p. 763.

4) Pfeffer, l. c. p. 606.

5) Rothert, Flora 1901, p. 380.

6) M. Miyoshi, Journal of the College of Science, University Tokyo 1897, Bd. 10, p. 169.

7) Pfeffer, l. c. p. 615; Ali-Cohen, Centralbl. f. Bacteriolog. 1890, Bd. 8, p. 164.

8) Pfeffer, l. c. p. 621. Ebenda p. 638 sind Versuche mitgetheilt, nach denen auch die Bacterien keine allgemeine Reactionsfähigkeit besitzen, die sie Gifte vermeiden lässt. Vgl. dieses Buch Bd. II, p. 801.

9) Rothert, l. c. p. 380.

10) Ueber Aerotaxis oder Oxygenotaxis vgl. Bd. II. p. 582 Anm., sowie Engelmann,

Da Bact. termo kaum negativ osmotactisch und chemotactisch reagirt, so dringt es sogar in concentrirtere Lösungen von Chlorkalium, Zucker etc. in ansehnlicher Menge ein, während Spirillum undula schon bei mässiger Concentration (osmotischer Wirkung) zurückprallt (Pfeffer, l. c.). In wie weit die repulsiven Wirkungen concentrirter Lösungen durch osmotactische oder chemotactische Reizung bedingt sind, wird fernerhin (§ 150, 151) beleuchtet werden.

Flagellaten, Volvocineen etc. Von den farblosen Flagellaten reagiren verschiedene chemotactisch und osmotactisch und zwar im wesentlichen auf dieselben Stoffe wie die Bacterien[1]). So kommt z. B. Bodo saltans, Trepomonas agilis, Hexamitus rostratus ungefähr dieselbe positiv chemotactische Empfindlichkeit zu, wie den sensibelsten Bacterien, während unter anderm Hexamitus intestinalis nur schwach, Astasia proteus und Tetramitus rostratus nicht merklich reagiren. Ferner geht den untersuchten grünen Flagellaten, abgesehen von der Aerotaxis[2]), eine positiv chemotactische Eigenschaft ab, die sich aber im geringen Grade, und zwar gegenüber den schon erwähnten Stoffen, bei einigen chlorophyllführenden Volvocineen findet (Pfeffer, l. c.).

Durch dieselben Reizstoffe, welche bei den Bacterien eine positiv phobochemotactische Reaction veranlassen, wird aber bei den genannten Flagellaten, wie sich leicht erkennen lässt, eine typische topochemotactische Reaction ausgelöst[3]). Ebenso verhalten sich die Zoosporen von Saprolegnia[4]), für welche die Phosphate einen hervorragenden Reizwerth besitzen. Auch zählen der positive und der negative Chemotropismus der Pilzfäden, die im wesentlichen auf dieselben Stoffe wie die Bacterien und Flagellaten reagiren (II, p. 584), zu den topotropistischen Bewegungen. Zu diesen gehört offenbar auch die repulsive Wirkung, die bei verschiedenen Flagellaten (auch bei den Pilzfäden), in ähnlicher Weise wie bei den Bacterien, in einem specifisch verschiedenen Grade durch verdünnte Säuren veranlasst wird[5]). Nähere Untersuchungen werden aber zu entscheiden haben, ob alle Flagellaten etc. topisch reagiren, und

---

Pflüger's Archiv 1881, Bd. 26, p. 541; Beyerinck, Centralbl. f. Bacteriolog. 1893, Bd. 14, p. 835; 1895, II. Abth., Bd. 1, p. 111; Rothert, l. c. p. 377. — Eine chemotactische Reizbarkeit durch Sauerstoff geht den Samenfäden der Farne (Pfeffer, l. c. 1884, p. 372) und den Schwärmsporen von Saprolegnia ab (Rothert, Cohn's Beiträg. z. Biolog. 1892, Bd. 5, p. 341; Stange, Bot. Ztg. 1890, p. 139).

1) Pfeffer, l. c. 1888, p. 615, 625, 595.

2) Ueber die Reizwirkung des Sauerstoffs auf Euglena viridis siehe R. Aderhold, Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. 1888, Bd. 22, p. 314.

3) Vgl. Rothert, Flora 1901, p. 388, sowie dieses Buch, Bd. II, p. 754, 799.

4) Rothert, l. c. p. 388. Ueber die wirksamen Reizstoffe siehe Stange, Bot. Ztg. 1890, p. 124. Nach Rothert (l. c. p. 375) ist nur das zweite Schwärmstadium dieser Zoosporen chemotactisch reizbar. — Die Reizstoffe, durch welche die Schwärmer der Chytridiaceen angelockt werden, sind noch nicht ermittelt. Vgl. Pfeffer, l. c. 1888, p. 643. — Nach W. Benecke (Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 554) sind die farblosen Diatomeen chemotactisch und aerotactisch reizbar.

5) Pfeffer, l. c. 1888, p. 625. Nach W. Garrey (Americ. journal of Physiology 1900, Bd. 3, p. 291) reagirt Chilomonas auf verdünnte Säuren positiv topochemotactisch, auf concentrirte Säuren und verschiedene andere Stoffe phobochemotactisch.

in wie weit die osmotropischen Reizbewegungen[1]), die auch bei diesen Organismen in ähnlicher Weise ausgebildet sind wie bei den Bacterien, durch eine topische oder phobische Action ausgeführt werden. Bemerkt sei noch, dass die Infusorien[2]) durch die genannten Stoffe im allgemeinen nicht chemotactisch gereizt werden, dass aber wenigstens gewisse Arten durch verdünnte Säuren (auch durch Kohlensäure) zu einer positiv, durch concentrirtere Säuren zu einer negativ chemophobotactischen Reaction veranlasst werden.

Myxomyceten. Nach Stahl[3]) werden die Plasmodien durch Loheauszug zu einer positiv chemotactischen Kriechbewegung veranlasst, und nach Stange[4]) scheinen verschiedene Körper auslösend zu wirken. Nach Stange werden ferner die Schwärmzellen von Aethalium und Chondrioderma durch verchiedene Stoffe, in hervorragender Weise durch Milchsäure, Buttersäure, Aepfelsäure, angelockt. Eine stärkere saure Reaction, sowie concentrirte Lösungen u. s. w. üben aber auf diese Schwärmer, sowie auf die Plasmodien eine repulsive Wirkung aus. Beiläufig sei bemerkt, dass auch die animalischen Leucocyten durch verschiedene Körper chemotactisch gereizt werden, und dass durch derartige Reizwirkungen bestimmt gerichtete und physiologisch bedeutungsvolle Wanderungen im Innern des Körpers verursacht werden können[5]).

§ 150. Fortsetzung.

Aus II, § 149 ist zu ersehen, dass durchaus nicht bei allen, auch nicht bei allen chlorophyllfreien Organismen, eine chemotactische Reizbarkeit ausgebildet ist, die aber da, wo sie vorhanden ist, wohl geeignet erscheint, um eine Ansammlung an Orten zu fördern, die günstige Nahrung bieten, oder um z. B. die Samenfäden zur Eizelle zu lenken[6]). In dieser Hinsicht ist bereits (II, p. 802) das Nöthige gesagt, und weiter ist II, p. 759 darauf hingewiesen, dass auch die Phobochemotaxis zur Erzielung einer Ansammlung ausreicht, dass aber durch die Topochemotaxis wohl im allgemeinen eine sicherere Lenkung der Samenfäden zur Eizelle zu erreichen ist[7]). Ferner ist schon (II, p. 759, 801) hervorgehoben,

1) Vgl. hierüber auch Massart, Archives de Biologie 1889, Bd. 9, p. 531; Bullet. d. l'Academ. royale d. Belgique 1891, 3. sér., Bd. 22, p. 148.

2) S. Jennings, Journal of Physiology 1897, Bd. 21, p. 320; Americ. Journal of Physiology 1900, Bd. 3.

3) Stahl, Bot. Zeitung 1884, p. 155. Ueber die Methodik siehe diesen Band II, p. 800. In Bezug auf die Mechanik und das Zustandekommen solcher Richtungsbewegungen vgl. Bd. II, § 136, p. 758, 761. — Bei den Acrasieen konnte E. Olive (Proceedings of the Boston Soc. of Natural History 1902, Bd. 30, p. 469) Chemotaxis nicht sicher nachweisen.

4) Stange, Bot. Ztg. 1890, p. 155.

5) Vgl. z. B. Verworn, Allgem. Physiologie III. Aufl. 1901, p. 451.

6) Da es sich nicht allein um Lenkung zur Nahrung handelt, und da ferner, wo es auf Nahrungsgewinn abgesehen ist, doch nicht ein jeder Nährstoff als Chemotropicum wirkt, so ist es wohl nicht zweckmässig, mit Stahl (Bot. Ztg. 1884, p. 165) die Bezeichnung Trophotropismus (Trophotaxis) anzuwenden.

7) Dass allgemein chemische Reize eine grosse Rolle spielen dürften, ist Bd. II, p. 223, 581 betont. — Ueber die historische Entwickelung unserer Kenntnisse vgl. Bd. II, p. 583, 840.

dass nur gewisse Organismen, und diese nur gegenüber bestimmten Stoffen (z. B. Säuren) oder gegenüber hohen Concentrationen, mit einer negativ chemotactischen oder osmotactischen Reizbarkeit ausgestattet sind, die sie vor dem Eindringen in eine schädliche oder tödtliche Lösung bewahrt.

Weiter ist bereits (II, p. 581, 649) die Differenz des chemotactischen und osmotactischen Reizanstosses auseinander gesetzt und betont worden, dass Chemotaxis und Osmotaxis auf der Ausbildung von zwei specifischen Sensibilitäten beruhen, die sich, wie auch die in II. § 149 mitgetheilten Thatsachen zeigen, sowohl vereint wie isolirt finden. Auch ist schon (II, p. 582) erörtert, warum es besonders dann, wenn eine repulsive Wirkung erst bei höherer Concentration eintritt, nicht immer leicht ist, die chemotactischen und osmotactischen Wirkungen auseinander zu halten.

Eine Reizwirkung durch die chemische Qualität liegt aber ohne Frage dann vor, wenn der Organismus nur auf einzelne Stoffe reagirt, oder wenn die tactische Reaction schon bei einer Verdünnung eintritt, bei der eine osmotische Reizung noch nicht in Frage kommt. Demgemäss handelt es sich z. B. bei der Anlockung der Farnspermatozoiden durch Aepfelsäure, der Bacterien und Flagellaten durch Pepton, Kaliumsalze u. s. w. unzweifelhaft um eine positiv chemotactische Bewegung.

Wenn auch nach den in II, § 149 mitgetheilten Erfahrungen wohl ein jeder der sensibeln Organismen durch mehr als einen Stoff chemotactisch gereizt wird, so kann doch in manchen Fällen die Reizwirkung eines einzelnen Stoffes derart überwiegen, dass sie practisch allein oder fast allein in Betracht kommt. In diesem Sinne sind bei den Samenfäden der Farne die Aepfelsäure, bei den Samenfäden der Laubmoose der Rohrzucker die specifischen Reizstoffe. Sofern aber die Samenfäden von Lebermoosen, Sphagnaceen, Marsilia, wie es scheint, chemotactisch reizbar sind (II, p. 801), dürfte ihr Empfindungsvermögen sehr eng begrenzt sein, da durch die bisher geprüften Stoffe und Stoffgemische keine sichere Anlockung erzielt wurde. Eine solche wird aber bei den Bacterien und Flagellaten (II, p. 803) durch zahlreiche und verschiedenartige Körper hervorgerufen, denen freilich ein sehr ungleicher Reizwerth zukommt. Dabei ist beachtenswerth, dass eine Gruppirung der Körper nach ihrer relativen Reizwirkung auf Bacterien, Flagellaten, Volvocineen, Zoosporen von Saprolegnia, sowie auf Pilzfäden, wie schon aus den II, p. 803, 584 erwähnten, specifischen Eigenheiten folgt, zwar nicht dieselbe, aber doch in vielen Fällen eine in den Hauptzügen ähnliche Anordnung ergiebt.

Aus dem Gesagten ist zugleich zu ersehen, dass die Ausbildung einer hohen Sensibilität für Aepfelsäure (Samenfäden der Farne) oder Rohrzucker (Laubmoose) nicht die Ausbildung der Reizbarkeit durch Pepton oder Kaliumsalze bedingt, welche im allgemeinen die besten Reizstoffe für Bacterien etc. sind, die auf Aepfelsäure und Rohrzucker nur mässig reagiren. Die empirischen Erfahrungen, insbesondere die II, p. 802 mitgetheilten specifischen Eigenthümlichkeiten, zeigen aber, dass der relative Reizwerth der Stoffe in gewissem Grade oder auch weitgehend modificirbar ist. So werden z. B. nur gewisse Bacterien durch Schwefelwasserstoff angelockt, und auf eine Bacterienart wirkt das in der Regel nur schwach reizende Dextrin im höchsten Grade chemotactisch. Derartige specifische Eigenheiten geben sich ferner darin kund, dass den Samen-

fäden der Farne die Aerotaxis (Oxygenotaxis) abgeht (II, p. 804 Anm.), während sehr viele Bacterien, aber doch nicht alle durch Sauerstoff stark chemotactisch gereizt werden (II, p. 803). Weiter sind Infusorien und Euglena (II, p. 804) aerotactisch, obgleich sie auf andere Stoffe nur wenig (Infusorien) oder gar nicht reagiren (Euglena).

In jedem Falle wird durch solche Eigenheiten und Differenzen eine Verschiedenheit des Reactionsvermögens oder, wie wir zunächst sagen dürfen, der Sensibilität gekennzeichnet. Damit bleibt aber unentschieden, ob die Perceptionsprocesse, die bei einem bestimmten Organismus durch differente Stoffe hervorgerufen werden, in allen Fällen dieselben sind. Nach den an anderer Stelle (II, p. 628) mitgetheilten Erfahrungen dürfte eine solche Uebereinstimmung, in Bezug auf die durch Fleischextract, sowie durch Aether ausgelöste positiv chemotactischen Reizungen nicht bestehen. Auch muss es wahrscheinlich dünken, dass den durch freie Säuren, vielleicht auch den durch Sauerstoff bewirkten Reizungen andersartige primäre Wechselwirkungen (Perceptionsprocesse) zu Grunde liegen, als etwa den durch Pepton oder Kalisalze hervorgerufenen Auslösungen. Indess ist bei der derzeitigen Unbekanntschaft mit den sensorischen Vorgängen nicht wohl eine sichere Entscheidung zu treffen, da auch nicht bekannt ist, in wie weit die durch andersartige Reizanstösse bewirkten tropistischen Reizprocesse übereinstimmen oder verschiedenartig sind. Es ist aber wohl anzunehmen, dass die Ausbildung einer auf einen bestimmten Stoff bezw. Zweck berechneten, chemotactisch reizbaren physiologischen Structur es unvermeidlich mit sich bringt, dass auch eine Reihe von anderen Stoffen in eine Wechselwirkung treten, die eine chemotactische Reaction im Gefolge hat (vgl. II, p. 171). So ist es zu verstehen, dass z. B. Bacterien auf Rubidiumsalze und Anilinblau, die Samenfäden der Farne auf Maleinsäure, dass überhaupt Organismen chemotactisch auf Stoffe reagiren, die es in der freien Natur gar nicht giebt, oder die doch practisch nicht in Frage kommen (Pfeffer, l. c. 1888, p. 649).

Wie bei anderen Vorgängen (Ernährung, Giftwirkung etc.) so ist natürlich auch bei der Chemotaxis die physiologische Wirkung stets von der chemischen Qualität des Stoffes abhängig (vgl. Bd. II, p. 349), wenn wir auch aus der bekannten chemischen Structur nicht ableiten können, warum die Aepfelsäure auf die Samenfäden der Farne, der Rohrzucker auf die Laubmoosspermatozoiden, Pepton und Kaliumsalze auf Bacterien u. s. w. eine so hervorragende Reizwirkung ausüben. Sofern aber ein Körper dissociirt, wird es sich, analog wie in Gemischen, und wie es (II, p. 350) in Bezug auf die Giftwirkung auseinandergesetzt ist, zunächst darum handeln, in wie weit die Reizung von den undissociirten Molecülen oder von den einzelnen Ionen ausgeht. Aus der Erfahrung, dass die Spermatozoiden der Farne durch die freie Aepfelsäure und ihre Salze gleich stark gereizt werden, dass aber z. B. Chlornatrium, Chlorammonium etc., ferner der Diäthylester der Aepfelsäure unwirksam sind (II, p. 801), folgt, dass speciell dem Aepfelsäure-Ion die Reizung zufällt. Nach solchen Principien (vgl. Bd. II, p. 350) lassen sich auch die oben angeregten Fragen in Bezug auf andere Salze entscheiden, doch halte ich es nicht geboten auf einige Schlussfolgerungen hinzuweisen, die sich aus den Untersuchungen Buller's (l. c. p. 562) für Farnspermatozoiden, ferner zum Theil auch aus meinen Studien (l. c. 1888) für

Bacterien ableiten lassen. Die generelle repulsive Wirkung der Säuren muss aber von den dissociirten H-Ionen abhängen, wenn, wie es scheint (II, p. 801, 803), diese Wirkung durch den Dissociationsgrad bemessen wird (vgl. II, p. 351).

§ 151. Fortsetzung.

In den bisher untersuchten Fällen besteht in der Regel kein Zweifel darüber, dass die Anlockung durch die chemische Qualität des Stoffes, also durch eine positiv chemotactische Reizung veranlasst wird. Vermuthlich wird aber auch bei gewissen Organismen die Befähigung zu einer positiven Osmotaxis ausgebildet sein (vgl. II, p. 581), auf der es vielleicht beruht, dass nach Massart[1] gewisse marine Bacterien und Flagellaten aus der verdünnten Lösung zum Meerwasser wandern, und dass nach Stahl[2] das Plasmodium der Myxomyceten unter Umständen von der verdünnteren zur concentrirteren Zuckerlösung kriecht.

Da viele Organismen bei genügender Steigerung der Concentration negativ osmotactisch reagiren, so wird immer zu entscheiden sein, in wie weit eine beobachtete Repulsion durch negative Osmotaxis oder Chemotaxis, bezw. durch das Zusammenwirken beider, verursacht ist. Wird indess durch keine Steigerung der Concentration eine Repulsion hervorgerufen, so fehlen natürlich die beiden negativen Reactionen, wie das nach meinen Beobachtungen annähernd bei Bacterium termo[3], nach Massart bei einem Meeresspirillum[4], sowie bei verschiedenen Flagellaten, Polytoma uvella, Euglena viridis etc. und Infusorien[5] zutrifft, die demgemäss ohne Anstand in die mit der concentrirten Lösung eines Neutralsalzes gefüllte Capillare steuern, wenn sie durch die positiv chemotactische Wirkung des Inhalts angelockt werden. Dagegen erfahren u. a. Spirillum undula und Bodo saltans durch Lösungen von Neutralsalzen, deren osmotische Leistung etwa 0,5—1,0 Proc. Kaliumnitrat entspricht, eine repulsive Wirkung, während z. B. Trepomonas agilis und Spirillum volutans etwas weniger empfindlich sind, d. h. erst durch Lösungen von höherer osmotischer Leistung zum Zurückweichen und zum Ansammeln in einigen Abstand vom Capillarmund veranlasst werden[6].

Wenn also ein Körper schon in einer Lösung von geringerer osmotischer Leistung repulsiv wirkt, so kann das nur auf negativer Chemotaxis beruhen.

---

1) Massart, Bullet. d. l'Academ. royale d. Belgique 1891, 3. sér., Bd. 22, p. 152. Vgl. Bd. II, Fig. 85, p. 799. — Es fehlt freilich, ebenso wie in den Versuchen Stahl's, der exakte Nachweis, dass es sich nicht um Chemotropismus handelt.

2) Stahl, Bot. Ztg. 1884, p. 166.

3) Pfeffer, Unters. a. d. Botan. Institut zu Tübingen 1888, Bd. 2, p. 626.

4) Massart, 1891, l. c. p. 153.

5) Massart, Archives d. Biologie 1889, Bd. 9, p. 560. — Es ist stets zu beachten, dass das Reactionsvermögen dieser Organismen recht verschieden ausgebildet sein kann (II, p. 763). So fand ich (l. c. p. 614) bei der von mir benutzten Polytoma uvella eine deutliche Repulsion. Uebrigens habe ich gelegentlich auch Culturen des sonst so sensibeln Spirillum undula beobachtet, die fast gar nicht chemotactisch reagirten.

6) Vgl. Pfeffer, l. c. p. 626, 601, 614; Massart, l. c. Ueber die Samenfäden der Farne siehe dieses Buch, Bd. II, p. 801: Ueber die Folgen des Antagonismus von Attraction u. Repulsion siehe Bd. II, p. 800.

Das gilt z. B. für freie Säuren. Denn schon durch 0,1 Proc. (bezw. 0,2 Proc.) Citronensäure wird die chemotactische Anlockung überwunden, die eine Beigabe von 0,19 Proc. KCl (bezw. 0,01 Proc. Aepfelsäure) auf Spirillum undula (bezw. Samenfäden der Farne) ausübt[1]. Ebenso ist es zu erklären, dass nach Massart (l. c. 1889, p. 525, 526) z. B. Cyankalium und Calciumnitrat schon in hypoosmotischen Lösungen eine Repulsion verursachen. Auch geht aus dem II, p. 803 Gesagten ohne weiteres hervor, dass der Sauerstoff vermöge seiner chemischen Qualität (durch negative chemotactische Reizung) das Zurückweichen von Bacterien etc. veranlasst.

Das Verhalten verschiedener Bacterien gegen Sauerstoff ist zugleich ein Beispiel dafür, dass bei steigender Concentration an Stelle der positiven eine negativ chemotactische Reaction tritt[2]. Eine solche Umwendung bewirkt bei den Samenfäden der Farne die Aepfelsäure. Die Erfahrung, dass die Repulsion bei der in Frage kommenden Concentration nur durch die freie Säure, aber nicht durch deren Neutralsalze hervorgerufen wird, zeigt aber, dass der Erfolg in diesem Falle aus der positiv chemotactischen Wirkung des Aepfelsäuremolecüls und der negativ chemotactischen Wirkung der H-Ionen resultirt (II, p. 807). Naturgemäss muss aber nicht ein jedes positive Chemotacticum mit genügender Erhöhung der Concentration negative Chemotaxis hervorrufen; und umgekehrt setzt diese nicht voraus, dass der Stoff auch positiv chemotactisch wirkt (vgl. II, § 124). So wird durch freie Citronensäure, Salzsäure etc. bei den Samenfäden der Farne, ebenso z. B. bei Spirillum undula nur negative Chemotaxis ausgelöst. Auch verhalten sich gewisse Bacterien gegen Sauerstoff offenbar nur desshalb immer negativ chemotropisch, weil die negative Reizschwelle schon bei geringer Concentration dieses Chemotropicums eintritt. Andererseits übt selbst eine 15 proc. Lösung von Rohrzucker, dieses specifischen Reizstoffes, keine repulsive Wirkung auf die Samenfäden der Moose aus[3]. Vermuthlich wird überhaupt, bei Fortbestehen der positiven Chemotaxis, in vielen Fällen die Umkehrung allein, oder doch in der Hauptsache, durch die mit der Concentration schneller zunehmende negative Osmotaxis erzielt.

Durch die positive Chemotaxis kann, sofern dieselbe genügend energisch ist, das gleichzeitig ausgelöste, negativ osmotactische Bestreben ganz überwunden oder doch so beeinflusst werden, dass der Beginn der Repulsion verzögert, also erst durch eine hyperosmotische Lösung hervorgerufen wird. Dagegen wird die Repulsionsschwelle durch eine hypoosmotische Lösung erzielt, wenn der angewandte Stoff schon bei geringerer Concentration eine negativ chemotactische Bewegung auslöst. Die resultirende Repulsionsschwelle wird demgemäss unter Umständen sehr erheblich von dem Werthe abweichen, den die osmotactische Reizung für sich erzielen würde. Es ist desshalb von vornherein zu erwarten, dass die Lösungen verschiedener Körper, welche eine eben merkliche Repulsion bei Bacterien und Flagellaten hervorrufen, nicht genau isosmotisch sind, da diese Organismen durch die meisten Stoffe im geringeren oder höheren

---

1) Pfeffer, l. c. 1888, p. 627; l. c. 1884, p. 387.

2) Vgl. über dieses und das Folgende Pfeffer, l. c. 1888, p. 621 ff.

3) Pfeffer, l. c., 1884, p. 432.

Grade chemotactisch gereizt werden (II, p. 803). Dass aber noch andere Momente die osmotactische Schwelle verschieben, bezw. den osmotactischen Reizerfolg ganz eliminiren können, zeigt die Erfahrung, dass Glycerin[1]) auf die osmotactischen Organismen zumeist keine Reizwirkung ausübt. Auch ist nicht zu vergessen, dass sich zwei Reizungen nicht einfach summiren, dass also auch die osmotische Stimmung durch die anderweitigen Einflüsse mehr oder minder modificirt werden kann (II, § 121, 122).

Nachdem Engelmann[2]) die repulsive Wirkung des Sauerstoffs erkannt hatte, wurde von mir[3]) nachgewiesen, dass bei genügender Concentration eine Repulsion durch mancherlei Stoffe verursacht wird. Dabei stellte sich heraus, dass diese Repulsion entweder auf einer typischen, negativen Chemotaxis beruht, oder schlechthin durch die Concentration, aber, wie z. B. die Unwirksamkeit des Glycerins zeigt, doch in einer bestimmten Abhängigkeit von der Qualität des Stoffes ausgelöst wird. Massart[4]) fand dann, dass z. B. Kaliumnitrat, Chlorkalium, Ammoniumphosphat, überhaupt eine grössere Zahl von Stoffen, in isosmotischer Lösung, also vermöge ihrer osmotischen Leistung, ungefähr gleichstark repulsiv wirken. Hat auch Massart solche vergleichende Studien nur an Spirillum undula und Bacillus megatherium[5]) durchgeführt, so sprechen doch die allgemeinen Beobachtungen entschieden dafür, dass bei anderen reactionsfähigen Organismen analoge Verhältnisse obwalten. Die stärkere Repulsion durch Cyankalium, Calciumnitrat u. s. w. ist aber, wie schon (II, p. 809) erwähnt wurde, auf die ansehnliche, negativ chemotactische Reizwirkung dieser Stoffe zu schieben. Die geringere Repulsivwirkung der Saccharose und Dextrose, sowie die Wirkungslosigkeit des Glycerins, sind nach Massart[6]) dadurch zu erklären, dass durch die schnelle Aufnahme dieser Stoffe die Depression des Turgors und damit die osmotactischen Reizbedingungen vermindert oder verhütet werden. Wenn nun auch mancherlei für die Richtigkeit dieser Auffassung spricht, so ist durch vergleichende Studien doch noch nicht festgestellt, ob allgemein mit der Beschleunigung der Aufnahme (mit dem Unter-

1) Pfeffer, l. c. 1888, p. 626; Massart, l. c. 1891, p. 528, 559.

2) Engelmann, Pflüger's Archiv f. Physiologie 1881; Bd. 26, p. 541; Bot. Ztg. 1881, p. 442. — Ueber die Entwickelung unserer Kenntnisse über die Chemotaxis siehe II, p. 583.

3) Pfeffer, Bericht. d. botan. Gesellschaft 1883, p. 524, Unters. a. d. bot. Institut zu Tübingen 1884, p. 385, 453; ebenda 1888, Bd. 2, p. 621. — Stahl, Bot. Ztg. 1884, p. 166 lässt die abstossende Wirkung von Zuckerlösung auf das Plasmodium von Aethalium ebenfalls nicht durch die chemische Qualität zu Stande kommen, sondern durch die wasseranziehende Wirkung des Stoffes.

4) Massart, Archiv. d. Biologie 1889, Bd. 9, p. 529. Die benutzten Bacterien etc. reagirten auf die meisten Stoffe chemotactisch. Es würde also bei denselben auch ohne die Zugabe von etwas Kaliumcarbonat, die Massart anwandte, der Antagonismus von Attraction und Repulsion hervorgetreten sein.

5) Die Repulsionsschwelle wurde durch Lösungen der obengenannten Stoffe erzielt, deren osmotische Leistung einer Kaliumnitratlösung entsprach, die 0,005—0,006 Moleculargewicht in 1 Liter enthielt, vgl. Bd. I, p. 128. — Die Reactionsfähigkeit des von Massart benutzten Spirillum undula ist augenscheinlich etwas verschieden von dem von uns benutzten Spirill. undula. Vgl. Rothert, Flora 1901, p. 413 Anm.

6) Massart, l. c. p. 528. Vgl. auch Rothert, Flora 1901, p. 409. Nach Miyoshi (Bot. Ztg. 1894, p. 17) scheint Glycerin auch auf Pilzfäden nicht repulsiv zu wirken.

bleiben oder der schnellen Ausgleichung der Plasmolyse) die negativ osmotactische Reizwirkung eines Stoffes abnimmt.

Eine empirische Entscheidung ist aber nothwendig, weil die Verminderung und Aufhebung der Repulsion nicht immer auf dieselbe Weise zu Stande kommen muss[1]. Factisch wird z. B. eine phobotactische Reaction durch verschiedenartige Umstände ausgelöst oder auch verhindert (II, p. 753). Auch wurde bereits (II, p. 650) darauf hingewiesen, dass möglicherweise bei gewissen Organismen als tactischer Reiz die ungleiche Vertheilung eines Stoffes im Inneren empfunden wird, die bei einem eindringenden Stoff so lange fortbesteht, als in der umgebenden Flüssigkeit ein Concentrationsgefälle vorhanden ist.

Die Erfahrungen, dass die Plasmolyse bei gewissen Bacterien nicht, bei anderen schnell oder langsam ausgeglichen wird[2], lassen sich zu maassgebenden Schlussfolgerungen schon desshalb nicht ohne weiteres verwenden, weil möglicherweise diese Eigenschaften nicht constant sind (vgl. II, p. 763), und weil specifische Eigenthümlichkeiten gegenüber einem bestimmten Stoffe bestehen können. Eine solche Eigenheit, die darin zum Ausdruck kommt, dass sich die beiden von Massart benutzten Versuchsbacterien im allgemeinen gleich verhalten, dass aber auf Bac. megatherium Asparagin etwa so stark wie Kaliumnitrat, auf Spirill. undula in den angewandten Concentrationen aber gar nicht repulsiv wirkt, beruht vielleicht darauf, dass Asparagin speciell in Bac. megatherium besonders schnell eindringt.

Da aber eine negativ osmotactische Reaction nur eintritt, wenn eine entsprechende Sensibilität ausgebildet ist, so ist es begreiflich, dass es auch Organismen giebt, die nicht repulsiv beeinflusst werden, obgleich sie bei dem Eintritt in eine genügend concentrirte Lösung stark plasmolysirt werden[3]. Andererseits reagirt z. B. nach Massart (l. c. p. 562) Tetramitus rostratus negativ chemotactisch, obgleich er in ganz hervorragendem Maasse die Fähigkeit besitzt, sich sogleich, ohne Hemmung seiner Bewegungsthätigkeit, an concentrirte Lösungen zu accommodiren. Jedenfalls kann man also nicht schlechthin, wie es A. Fischer (l. c. p. 116) thut, aus dem Eintritt oder Nichteintritt der Plasmolyse auf die Befähigung oder Nichtbefähigung zu einer negativ osmotactischen Reaction schliessen. Vielmehr müssen in jedem Einzelfalle die besonderen Bedingungen ermittelt werden, welche die leicht überwindbare oder die nachhaltige Repulsion herbeiführen. Diese wird übrigens (wie auch die negative Chemotaxis) öfters schon durch Lösungen veranlasst, in welchen der Organismus existenzfähig ist. Natürlich hängt es in jedem Falle von den Eigenheiten und der Accommodationsfähigkeit ab, ob der Uebertritt in die concentrirtere Lösung eine geringe oder eine ansehnliche Störung der Bewegungsthätigkeit verursacht, oder ob diese dauernd sistirt wird, und ob der Organismus schneller oder langsamer zu Grunde geht[4].

Als Resultante aus Attraction und Repulsion, gleichviel wie diese verursacht werden, ergiebt sich stets eine Ansammlung in einer Gleichgewichtszone

---

1) Es ist wohl mit Sicherheit anzunehmen, dass die Wirkungslosigkeit des Glycerins nicht dadurch bedingt ist, dass sich bei allen Concentrationen positive Chemotaxis und negative Osmotaxis äquilibriren. Vgl. Pfeffer, l. c. 1888, p. 622.

2) Vgl. A. Fischer, Vorlesungen ü. Bacter. 1903, II. Aufl., p. 24, 116. — Ueber das Zustandekommen der Turgorregulation siehe Pfeffer, Pflanzenphysiolog. II. Aufl., Bd. 1, p. 121, 415; Bd. II, p. 137, sowie H. v. Mayenburg, Jahrb. f. wiss. Bot. 1901, Bd. 36, p. 381.

3) Einige Thatsachen sind aus den Angaben bei Massart, Jennings u. s. w. zu entnehmen.

4) Dass durch die chemotactische Reizung die Bewegungsschnelligkeit modificirt werden kann, ist Bd. II, p. 760 erwähnt.

(II, p. 800), die, je nach den specifischen Eigenthümlichkeiten, näher oder ferner von dem Ausgangspunkt des diffundirenden Stoffes (des Capillarmundes etc.) zu liegen kommt, so dass eine Separirung der verschieden reagirenden Arten erzielt wird. Da sich aber die Bedingungen allmählich durch die mit der Diffusion fortschreitende Verdünnung, durch den Sauerstoffconsum, durch die Stoffwechselproducte, durch die Accommodation an das Medium u. s. w. ändern, so treten Verschiebungen in den Gruppirungen ein, die auch dazu führen können, dass der eine Organismus den anderen verdrängt, oder dass die eingefangenen Organismen unter Umständen die Capillare wiederum verlassen[1]. Naturgemäss kann eine chemotactische Attraction auch durch die Stoffwechselthätigkeit veranlasst werden. So wird nach Jennings[2] das Zusammenwandern von Paramaecium durch die Reizwirkung der producirten Kohlensäure verursacht.

Da die behandelten Reizerfolge, wie sich aus den allgemeinen Erörterungen in Bd. II, p. 754 ergiebt, sowohl durch topische als auch durch phobische Reactionen erzielbar sind, so kann nur empirisch entschieden werden, ob in einem bestimmten Falle die eine oder die andere Reactionsweise oder Combinationen beider vorliegen. In dieser Hinsicht sind eingehende vergleichende Studien noch nicht angestellt, doch ist aus II, § 149 zu ersehen, dass die Samenfäden der Farne (wohl auch die von Moosen und von Selaginella), ferner bestimmte Flagellaten, sowie die Zoosporen von Saprolegnia positiv und augenscheinlich auch negativ chemotopotactisch reagiren, dass aber erst näher ermittelt werden muss, in wie weit die negativ osmotactischen Reactionen dieser Organismen topischer oder phobischer Natur sind. Dagegen scheinen die bisher untersuchten Bacterien, die übrigens durch dieselben Stoffe wie die fraglichen Flagellaten gereizt werden, nur phobische Reactionen auszuführen. Die tropistischen Krümmungen der Pilzfäden sind aber wiederum topischer Natur. Gleiches gilt augenscheinlich für die positiv chemotactischen Bewegungen der Plasmodien, bei denen es aber fraglich ist, ob die negative Chemotaxis und Osmotaxis durch eine topische oder phobische Bewegung vermittelt werden (vgl. II, p. 758, 761).

Wenn nun schon, wie aus dem Mitgetheilten (II, p. 806) zu entnehmen ist, öfters Zweifel darüber bestehen, ob von einem Stoffe nur eine einzelne oder verschiedenartige chemische Reizwirkungen ausgehen, so ist doch noch weniger über die unmittelbaren Reizbedingungen und Perceptionsprocesse bekannt. Die Sachlage ist in der Hauptsache in Bd. II, 649 dargelegt[3]. Auch ist II, p. 592 erörtert, dass und warum die osmotropischen und die hydrotropischen Reizungen auf denselben Sensibilitäten beruhen können, aber, wenigstens in bestimmten Fällen, nicht zu beruhen scheinen.

Im Anschluss an die allgemeinen Erörterungen (II, § 120—127; p. 762)

---

1) Näheres bei Pfeffer, l. c. 1888, p. 639; 1884, p. 472. Weitere Beispiele bei Massart, Bullet. d. l'Academ. royal. d. Belgique 1891, III. sér., Bd. 22, p. 157; Beyerinck, Centralbl. f. Bact. 1893, Bd. 14, p. 827; II. Abth. 1895, Bd. 1, p. 111; 1897, Bd. 3, p. 1; M. Yegounow, Archiv. d. scienc. biolog. d. l'Institut imper. d. médecine d. St. Pétersbourg 1895, Bd. 3, p. 381; Centralbl. f. Bacteriologie 1898, Abth. II, Bd. 4, p. 97.

2) H. Jennings, Journal of Physiology 1897, Bd. 31, p. 318. — Vgl. auch Pfeffer, l. c. 1888, p. 619. — Ueber andere Fälle siehe Bd. II, § 155.

3) Ueber Localisation der Sensibilität vgl. auch Bd. II, p. 761.

sollen hier noch einige Thatsachen über Schwellenwerth, Unterschiedsempfindung, Einfluss der Reizintensität etc. mitgetheilt werden.

Bei den sensibeln Organismen genügt schon eine sehr geringe Menge eines guten Reizstoffes, um eine eben merkliche Reaction auszulösen. Diese tritt bei den Samenfäden und Bacterien schon ein, wenn die gesammte Capillarflüssigkeit nur $^1/_{100}$ millionstel mgr Aepfelsäure bezw. Pepton enthält[1]), eine Menge, von der wiederum nur ein sehr geringer Bruchtheil in Contact mit dem zu reizenden Organismus kommt. Immerhin ist dieses minimale Quantum des Reizstoffes nicht verschwindend gegenüber dem winzigen Organismus, da ein Samenfaden etwa $^1/_4$ millionstel, ein Bact. termo etwa $^1/_{500}$ millionstel mgr wiegen mag. Eine negativ osmotactische Reaction wurde dagegen bei den sensibelsten Bacterien erst durch eine Lösung hervorgerufen, deren osmotischer Werth 0,5 Proc. Kaliumnitrat entsprach (II, p. 808).

Nach einigen Erfahrungen scheint aber die chemotactische und osmotactische Sensibilität gewisser Mikroorganismen in hervorragender Weise veränderlich zu sein (vgl. II, p. 763, 808 Anm.). Eine hohe Anpassungsfähigkeit wird unter anderm dadurch angezeigt, dass Massart[2]) bei Spirill. undula, nach der allmählichen Accommodirung an eine Salzlösung, eine 5—8 fach concentrirtere Chlornatriumlösung anwenden musste, als zuvor, um eine eben merkliche osmotactische Abstossung zu erzielen.

Dass die nach dem Schwellenwerth bemessene Empfindlichkeit durch ungünstige Aussenbedingungen vermindert wird, wurde, in Bezug auf niedrige Temperatur, von Voegler[3]) für die Samenfäden der Farne nachgewiesen. Jedoch ist weder in Bezug auf niedrige Temperatur, noch in Bezug auf Sauerstoffmangel kritisch geprüft, ob etwa die Sensibilität früher erlischt als die Bewegungsthätigkeit[4]). Ein solcher Erfolg wird aber nach Rothert[5]) bei gewissen Organismen durch Aether erzielt, der wiederum bei bestimmten Arten zunächst die osmotactische und erst bei höherer Concentration die chemotactische Reaction ausschaltet.

Die Erfahrung, dass mit der Steigerung der Concentration (des Reizanstosses) an Stelle der Attraction eine Repulsion tritt, ist ebenfalls ein Beispiel für eine Veränderung der Reizstimmung mit der Inanspruchnahme (II, § 124). Wenn die Repulsion aus dem Zusammenwirken von positiver Chemotaxis und negativer Osmotaxis oder (wie bei der Repulsion der Farnspermatozoiden durch freie Apfelsäure II, p. 801, 807) aus dem Zusammenwirken von zwei verschiedenen chemotactischen Reizwirkungen resultirt, so ist das zugleich ein Beispiel dafür, dass von demselben Stoffe zwei differente Reizungen ausgehen, von denen die eine mit der Steigerung der Concentration schneller zunimmt als die andere.

---

1) Pfeffer, l. c. 1884, p. 382; 1888, p. 628. Vgl. Bd. II, p. 800. — Wenn auch der Wiederbeginn der Bewegung aerober Bacterien schon durch geringe Sauerstoffmengen verursacht wird, die noch keine Aerotaxis hervorrufen (vgl. Bd. I, p. 292), so wird doch auch diese durch minimale Sauerstoffmengen ausgelöst.

2) Massart, l. c. 1889, p. 548.

3) C. Voegler, Bot. Zeitung 1891, p. 673. — Vgl. auch B. Stange, Bot. Ztg. 1890, p. 139 für die Zoosporen von Saprolegnia.

4) Vgl. über solche Trennungen Bd. II, § 121.

5) Inzwischen veröffentlicht in Jahrb. f. wiss. Bot. 1903, Bd. 39, p. 1.

Es ist aber schon früher (II, § 122) hervorgehoben, dass derartige Verhältnisse auch dann vorliegen können, aber nicht vorliegen müssen, wenn es nicht gelingt die Existenz von zwei oder einigen verschiedenartigen Reizprocessen nachzuweisen.

Dass bei der Steigerung der Reizintensität bis zu einer gewissen Grenze die chemotactische Sensibilität annähernd nach dem sog. Weber'schen Gesetze abgestumpft wird, wurde schon (II, § 124) in Bezug auf die Samenfäden der Farne und die Bacterien berichtet. Dass beiderlei Organismen sich analog verhalten, zeigt zugleich, dass die im Weber'schen Gesetz ausgedrückten Beziehungen sowohl bei topochemotactischen, als auch bei phobochemotactischen Vorgängen zum Ausdruck kommen, und vermuthlich werden diese Beziehungen auch bei den negativ osmotactischen Reizungen obwalten. Im übrigen muss auf II, § 124 verwiesen werden, in dem auch hervorgehoben ist, dass und warum die Resultante aus zwei Reizungen nicht einfach der Summe der Einzelreizungen entsprechen muss, dass aber z. B. dann, wenn die Sensibilität gegenüber einem Chemotacticum durch den Einfluss eines anderen nicht modificirt wird, anzunehmen sein wird, dass zwei verschiedenartige Reizprocesse ausgelöst werden.

§ 152. Hydrische Einflüsse.

Diffuse Wirkungen.

Wie das Wachsthum ist auch die Bewegungsthätigkeit von dem Wassergehalt abhängig[1]), und wir hörten bereits, dass die locomotorische Thätigkeit durch Uebertragung in eine genügend concentrirte Lösung vermindert oder aufgehoben wird[2]). Eine solche Sistirung kann aber ohne Vernichtung des Lebens vor sich gehen, wie diejenigen Bacterien zeigen, die sich bei der Entwickelung in concentrirten Lösungen nicht bewegen, obgleich sie actionsfähige Cilien ausbilden[3]). Uebrigens kann es keinem Zweifel unterliegen, dass es auch für die Bewegungsthätigkeit eine optimale Concentration bei denjenigen Organismen giebt, die in zu verdünnter Lösung nicht zu existiren vermögen[4]). Ueberhaupt dürfte reines Wasser für viele Organismen nachtheilig sein[5]). Andererseits wird die Plasmaströmung in plasmolysirten Zellen fortgesetzt, jedoch durch sehr weitgehende Plasmolyse verzögert[6]).

---

1) Siehe Bd. II, § 33, 71.

2) Vgl. z. B. Bd. II, p. 811 sowie die an dieser Stelle u. in Bd. II, § 33 u. 71 citirte Literatur. — Dass Salzlösungen ein Rückwärtsschwimmen von Paramaecium veranlassen, ist Bd. II, p. 702 erwähnt.

3) Bd. I, p. 415, II, p. 750. — Ueber Flimmerepithelien siehe Engelmann, in Hermann's Handbuch für Physiologie Bd. I, p. 398.

4) Vgl. Bd. I, p. 415. — Einige Angaben von Velten (Bot. Zeitung 1872, p. 649) und Dehnecke (Flora 1881, p. 8) über ein Optimum des Turgors für die Plasmaströmung sind ohne Belang, da andere influirende Factoren nicht genügend berücksichtigt sind.

5) Ueber die Giftigkeit des destillirten Wassers siehe Bd. II, p. 334.

6) Dutrochet, Annal. d. scienc. naturell. 1838, II. sér., Bd. 9, p. 73; A. Braun,

In normaler Weise werden aber auch durch den plötzlichen Uebergang in eine verdünntere oder concentrirtere Lösung Störungen der Bewegungsthätigkeit veranlasst. So wird durch eine solche Uebergangsreizung zuweilen ein transitorischer Stillstand der Cilien[1]), oder eine gewisse Lähmung der amöboiden Thätigkeit der Plasmodien[2]) hervorgerufen. Auch kommt bei plötzlicher Plasmolyse in gewissen Fällen ein Stillstand der Plasmaströmung zu Stande[3]), die in anderen Fällen (wie durch verschiedenartige andere Eingriffe) durch eine Wasserentziehung erst veranlasst oder beschleunigt wird[4]). Uebrigens beruhen auch die phoboosmotactischen Reactionen auf einer Uebergangsreizung, die durch den plötzlichen Wechsel der Concentration ausgelöst wird (II, § 142).

Tropistische Wirkungen.

Während die schon (II, § 149—151) behandelte osmotactische Sensibilität bei vielen freibeweglichen Organismen vorkommt, ist eine, und zwar eine positiv **rheotactische Reizwirkung**[5]) bis dahin nur für die Plasmodien der Myxomyceten sichergestellt[6]). Diese bewegen sich demgemäss auf nassem Fliesspapier oder auf einem anderen Substrate dem Wasserstrom entgegen. Es genügt in der That die geringe Wasserbewegung, die man erhält, wenn man den mit dem einen Ende in ein Wasserglas tauchenden Filtrirpapierstreifen herabhängen lässt, um das positiv rheotactische Fortkriechen zu verursachen. Da die schwärmenden Organismen schon durch eine mässige Wasserströmung mechanisch fortgerissen werden (II, p. 699), so ist es nicht wahrscheinlich, dass bei freischwimmenden Organismen häufig eine rheotactische Sensibilität zur Erreichung bestimmter Ziele und Zwecke ausgebildet ist. Jedenfalls bedarf die Angabe Roth's[7]), nach der gewisse Bacterien rheotactisch sein sollen, einer kritischen Prüfung.

Auch **Hydrotaxis**[8]) ist bis dahin nur für die Plasmodien der Myxomy-

---

Verhandlg. d. Berl. Akad. 1852, p. 225; Nägeli, Beiträge z. wiss. Bot. 1860, Heft 2, p. 75; M. Schultze, Protoplasma d. Rhizopoden u. Pflanzenzellen 1863, p. 41; Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 52 u. s. w.

1) Vgl. Bd. II, p. 330 u. die dort citirte Literatur.

2) Bd. II, p. 752; Stahl, Bot. Zeitung 1884, p. 166.

3) Hofmeister, l. c. p. 27, 53; G. Hörmann, Studien ü. d. Protoplasmaströmung bei Characeen 1898, p. 48; M. Tswett, Bot. Centralbl. 1897, Bd. 72, p. 329.

4) Hauptfleisch, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 24, p. 214. Vgl. Bd. II, p. 752.

5) Ueber Rheotropismus vgl. Bd. II, p. 588.

6) B. Jönsson, Bericht. d. botan. Gesellschaft 1883, p. 515; Stahl, Bot. Zeitung 1884, p. 147; J. B. Clifford, Annals of Botany 1897, Bd. 11, p. 180. — Diese Reaction wurde auch schon beobachtet von Schleicher, nach einer Angabe bei Strasburger, Wirkung d. Lichts u. d. Wärme auf Schwärmsporen 1878, p. 71.

7) Roth, Centralbl. f. Bacteriolog. 1893, Bd. 13, p. 755. — Aderhold (Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. 1888, N. F. Bd. 15, p. 314) vermochte bei Euglena viridis keine Rheotaxis zu finden.

8) Ueber Hydrotropismus vgl. Bd. II, p. 586.

ceten[1]) nachgewiesen, die in Folge dieser Reizbarkeit zunächst in das feuchtere Substrat, fernerhin aber an die Oberfläche desselben kriechen, weil mit dem Herannahen der Fruchtreife an Stelle der positiven eine negative Hydrotaxis tritt.

§ 153. Mechanische Einwirkungen.

Wie in anderen Fällen wird durch Druck, Stoss etc. einmal ein rein mechanischer Effect ausgeübt, und ferner unter Umständen eine Reizreaction ausgelöst[2]). Thatsächlich wird die Bewegung der Schwärmzellen schon in einem etwas zähflüssigen Medium (Lösungen von arabischem Gummi oder Gelatine) erheblich verlangsamt[3]) und (ebenso wie die Fortbewegung der Plasmodien[4]) durch erstarrte 2—5 proc. Gelatine unmöglich gemacht, während in dieser Oscillarieen noch fortkriechen.



Fig. 86. Zelle aus dem Staubfadenhaare von Tradescantia virginica. *A.* Frisch in Wasser beobachtet. *B.* Dieselbe Zelle nach mässiger Einwirkung von Inductionsschlägen. Das Gebiet des gereizten Protoplasmas erstreckt sich von *a* bis *b*. *c* zu Klumpen und Kugeln contrahirtes Protoplasma. 400/1. (Nach Kühne.)

Zu den mechanischen Erfolgen gehören auch die früher besprochenen Umlagerungen im Inneren der Zelle, die zuweilen schon unter dem Einfluss der Schwerkraft bemerklich werden, durch eine hohe Centrifugalwirkung aber sehr weit getrieben werden können (vgl. II, § 147). Ueberhaupt verträgt der Protoplasmakörper vermöge seiner plastischen Eigenschaften (II, § 137, 140) ansehnliche Deformationen, die ohne Tödtung bis zum Abreissen einzelner Partieen und bis zur weitgehenden Zerklüftung gesteigert werden können. Eine derartige Deformation kann, ebenso wie durch Temperaturschwankungen (II, p. 765) und durch gewisse chemische Einflüsse (II, p. 798), auch durch Quetschungen etc., sowie durch die mechanische Wirkung von schwachen In-

---

1) Stahl, l. c. p. 149. — Ob etwa die Amöben von Acrasieen (vgl. Fayod, Bot. Ztg. 1883, p. 172; E. Olive, Proceedings of the Boston Society of Natural History 1902, Bd. 30, p. 486), ferner Diatomeen oder Oscillarieen hydrotropisch reagiren, ist bis dahin nicht ermittelt.

2) Vgl. Bd. II, § 35—38.

3) Siehe z. B. Pfeffer, Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1884, Bd. 1, p. 390, 420.

4) Pfeffer, Zur Kenntniss d. Plasmahaut u. d. Vacuolen 1890, p. 277.

ductionsschlägen erzielt werden, die besonders geeignet sind, um locale Effecte hervorzurufen[1]) (Fig. 86).

Da die Plasmaströmung bei derartigen Eingriffen (ebenso bei dem Einknicken der Internodien von Nitella oder der Wurzelhaare von Hydrocharis[2])) häufig fortgesetzt wird, so ist es nicht auffallend, dass dieselbe durch eine kräftige Erschütterung der Pflanzentheile gewöhnlich nur wenig alterirt wird. Zuweilen tritt indess bei einer solchen Behandlung transitorisch eine Verlangsamung oder Sistirung ein[3]), auf die eine vorübergehende Beschleunigung folgen kann (vgl. II, p. 752). Analog verhalten sich die Plasmodien der Myxomyceten, bei denen bei mechanischen Eingriffen in der Regel die Tendenz zu einem Abrundungsstreben bemerklich wird (vgl. II, p. 752). Ferner kann durch kräftige Erschütterungen (desgleichen durch elektrische Entladungen[4])) auch eine transitorische Hemmung der Bewegung der Schwärmzellen[5]), sowie der Diatomeen und Oscillarieen[6]) bewirkt werden.

Wie durch viele andere Anstösse wird auch durch eine Berührung eine Reizbewegung und ein transitorischer Stillstand der Wimpern von Chlamydomonas pulvisculus[7]) ausgelöst, und eine gewisse Contactreizbarkeit dürfte sich bei den Cilien verschiedener locomotorischer Organismen finden. Durch eine Contactreizbarkeit werden unter anderm Stylonychia und verschiedene andere Infusorien veranlasst, auf dem Substrate hinzulaufen[8]). Nach Bordet[9]) kommt

---

1) Kühne, Untersuch. ü. das Protoplasma 1864, p. 74, 94; Klemm, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 28, p. 647 u. die an diesen Orten citirte Lit. — Ueber die Methodik der Versuche mit Inductionsschlägen siehe die citirten Schriften, sowie Nägeli u. Schwendener, Mikroskop II. Aufl., 1877, p. 462; Zimmermann, Mikroskop 1895, p. 231.

2) Dutrochet, Annal. d. scienc. naturell. 1838, II. sér., Bd. 9, p. 32; Meyen Pflanzenphysiolog. 1838, Bd. 2, p. 210; Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 50 u. s. w. — Ueber den Einfluss von Verwundungen auf die Gestaltung der Plasmaströmung in Caulerpa vgl. J. M. Janse, Jahrb. f. wiss. Bot. 1890, Bd. 21, p. 206.

3) Dutrochet, l. c. p. 32; Hofmeister, l. c. p. 50; Borsčow, Bullet. d. l'Acad. d. St. Pétersbourg 1868, Bd. 12, p. 213; Hauptfleisch, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 24, p. 217; Hörmann, Studien ü. d. Protoplasmaströmung b. d. Characeen 1898, p. 39; L. Rhumbler, Zeitschr. f. allgem. Physiolog. 1902, I, p. 305.

4) Unger, Die Pflanze im Momente d. Thierwerdung 1843, p. 67.

5) Strasburger, Wirkung d. Lichts und d. Wärme auf Schwärmsporen 1878, p. 6.

6) Engelmann, Bot. Zeitung 1879, p. 55 Anm.

7) Pfeffer, Unters. a. d. bot. Institut zu Tübingen 1884, Bd. 1, p. 444. Vgl. dieses Buch, Bd. II. 753. Siehe ferner J. Massart, La sensibilité tactile chez les organismes inferieures 1900 (Sep. a. Journal publié par la Soc. royale d. scienc. médicales et naturelles de Bruxelles).

8) Pfeffer, Unters. a. d. botan. Institut z. Tübingen 1888, Bd. 2, p. 618; Verworn, Psycho-physiolog. Protistenstudien 1889, p. 90; Massart, l. c. 1900; H. Jennings, Journal of Physiology 1897, Bd. 21, p. 298, American Naturalist. 1901, Bd. 35, p. 372; A. Pütter, Archiv f. Anatomie u. Physiologie, Physiolog. Abth., Supplementband 1900, p. 243. — Wir haben nicht näher auf das besondere Verhalten der höher differencirten Wimpern bei animalischen Organismen einzugehen. Ebenso lassen wir die Contactreizbarkeit der Leucocyten ausser Acht. Ferner beschränken wir uns auf Bewegungsreactionen, gehen also nicht auf Reizwirkungen ein, die eine Veränderung der secretorischen Thätigkeit etc. zur Folge haben.

9) Bordet, Bullet d. l'Academie royale d. Belgique 1894, 3. sér., Bd. 27, p. 889; vgl. dieses Buch, Bd. II, p. 802. Ueber die Thigmotaxis gewisser animalischer Samen-

eine solche Thigmotaxis (Haptotaxis) auch den Samenfäden von Fucus, nach Massart (l. c. p. 4) in geringem Grade dem Spirillum undula zu. Ob in diesem Falle, analog wie bei Ranken (II, § 89), nur das feste Substrat als Reiz wirkt, muss durch specielle Studien um so mehr entschieden werden, als die genannten Infusorien gelegentlich auch an der Wasseroberfläche herumlaufen[1]. Jedenfalls wird aber die Reizbewegung der Cilien von Chlamydomonas, in analoger Weise wie die Reizbewegungen der Blätter von Mimosa pudica, durch verschiedene Anstösse ausgelöst. Vielleicht werden durch fernere Untersuchungen noch andere, besonders geartete Sensibilitäten aufgedeckt (vgl. II, § 37, 89, 117).

Ferner wird eine Verwundung[2], mag sie durch mechanische Eingriffe oder auf andere Weise bewirkt werden, wohl stets einen gewissen Einfluss auf die Bewegungsthätigkeit ausüben. Thatsächlich hat eine Verletzung vielfach die Beschleunigung oder die Erweckung einer sichtbaren Plasmaströmung zur Folge. Doch sind auch verschiedene traumatische Umlagerungen im Zellinhalt beobachtet worden.

Nach einigen Beobachtungen von Frank[3] und von Velten[4] wurde durch eingehendere Untersuchungen von Keller[5] und von Hauptfleisch[6] festgestellt, dass die auffällige Plasmaströmung, welche man an Schnitten beobachtet, vielfach in der intacten Pflanze nicht existirt, also erst durch die Verletzung (aber z. Th. auch durch andersartige Reize, II, p. 752) veranlasst bezw. beschleunigt wird (vgl. II, p. 724)[7]. So fehlt z. B. die Plasmaströmung den intacten Blättern von Vallisneria spiralis, bei welchen man schön verfolgen kann, dass eine Verwundung schnell die Plasmaströmung erweckt. Diese tritt zunächst an der Wundstelle auf, um sich von da, nach dem Einstechen in das Parenchym, auf eine kurze, nach dem Einstechen in das Leitbündel auf eine ansehnlichere Distanz und bei kräftigem Verletzen durch das ganze Blatt oder auch auf alle

---

fäden siehe Dewitz, Pflüger's Archiv f. Physiologie 1886, Bd. 38, p. 358 [und Centralbl. f. Physiolog. 1903, Bd. 17, p. 89]; Massart, Bullet. d. l'Academ. royal. d. Belgique 1888, 3. sér., Bd. 15, Nr. 5; R. Buller, Quarterly Journal of microscopical science 1902, Bd. 46, p. 145.

1) Massart, l. c. p. 7. Es wird zu entscheiden sein, ob es sich, wie bei dem Kriechen von Diatomeen an der Wasseroberfläche, um eine durch das Spannungshäutchen und die Wassergrenzfläche gebotene, mechanische Bedingung oder um eine Reizwirkung durch das Spannungshäutchen handelt. Massart nimmt letzteres an und lässt auch die Ansammlung von Chromulina Woroniniana an der Wasseroberfläche durch eine tactile Reizung zu Stande kommen.

2) Ueber traumatische Einflüsse vgl. Bd. II, § 38; Ueber Traumatropismus Bd. II, § 117.

3) Frank, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 220, 292.

4) Velten, Bot. Zeitung 1872, p. 672.

5) J. Keller, Ueber Protoplasmaströmung im Pflanzenreich 1890.

6) P. Hauptfleisch, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 24, p. 190.

7) Nach den Beobachtungen an Schnitten, auf die auch de Vries (Bot. Ztg. 1885, p. 1) sich stützte, erscheint also die auffällige Plasmaströmung verbreiteter, als sie es in Wirklichkeit in der intacten Pflanze ist (vgl. Bd. II, p. 723). Durch die Präparation wird übrigens eine schon bestehende Plasmaströmung gewöhnlich nicht oder doch nur transitorisch sistirt (II, p. 817). Die Discussionen von Kienitz-Gerloff (Bot. Ztg. 1893, p. 36) verkennen das Wesen physiologischer Reizreactionen. Dasselbe gilt für die Ansicht von J. Keller (l. c. p. 8), nach der die Plasmaströmung nur ein pathologisches Phänomen ist.

Blätter der Pflanze auszubreiten[1]. Analog verhält sich das Blatt von Elodea canadensis, bei dem durch die Verwundung verursacht wird, dass die bis dahin ruhenden Chloroplasten von dem Plasmastrom mitgenommen werden, der zwar schon in den Blättern der intacten Pflanze besteht, durch den Wundreiz aber bedeutend beschleunigt wird (vgl. auch II, p. 779).

Mit der Zeit wird dann in der unter normalen Bedingungen gehaltenen Pflanze das Reizstadium überwunden und der frühere Zustand wiederhergestellt. Einen solchen Verlauf nimmt auch die Steigerung der Athmung (I, p. 577) und der Wärmeproduction (II, § 156), die, ebenso wie die Beschleunigung der Plasmaströmung, mit der erhöhten Thätigkeit zusammenhängt, welche durch die Verwundung veranlasst wird. Uebrigens ist schon früher (II, p. 723) erwähnt, dass es auch Zellen giebt, in welchen sich durch keinen Reiz eine sichtbare Strömung erwecken lässt, und dass in vielen Fällen die Plasmaströmung ohne einen besonderen Aussenreiz auftritt und fortgesetzt wird.

Bei den Eigenschaften des Protoplasten ist von vornherein zu erwarten, dass die Auslösung von Reactionen und die Störung des bisherigen Gleichgewichts durch die Verwundung im allgemeinen eine gewisse, sichtbare Verschiebung und Veränderung auch in denjenigen Zellen veranlassen wird, in denen keine Plasmaströmung erweckt wird (vgl. II, § 140). Thatsächlich ist durch Frank und andere bekannt, dass durch Verwundung eine auffällige Lagenänderung der Chlorophyllkörper hervorgerufen werden kann (II, p. 782). Ferner wurde durch Tangl[2], Nestler[3], Němec[4], Miehe[5] bei verschiedenartigen Pflanzen und Pflanzenorganen constatirt, dass durch Einstechen oder Einschneiden vielfach eine mehr oder minder ansehnliche Wanderung und Ansammlung des Cytoplasmas und des Zellkerns gegen die Wundstelle stattfindet. Diese Reaction, deren Verlauf stets von den Eigenschaften der Pflanze und den Aussenbedingungen abhängt, wird zuweilen (so bei Wurzeln nach Němec) schon nach $^1/_4$ Stunde oder auch erst nach einigen Stunden bemerklich, um sich weiterhin von der Wunde aus, mit nachlassender Intensität, nach Nestler auf etwa 0,5—0,7 mm, nach Němec (bei Wurzeln) bis zu 1,3 mm, auszubreiten.

Nachdem das Maximum der Reaction und der Ausbreitung nach einigen Stunden oder nach einigen Tagen erreicht ist, wird die Umlagerung im Laufe einiger Tage oder längerer Zeit wieder ausgeglichen. Bei den Wurzeln geht nach Němec dieser Ausgleich nächst der Wundstelle so schnell von statten, dass er in dieser Region bereits vollendet ist, wenn die Reaction in den ferner liegenden Zonen den Maximalwerth angenommen hat[6]. Nunmehr konnte aber Němec in den der Wundstelle angrenzenden Zellen eine andere Veränderung verfolgen, die durch die Vergrösserung und Verschmelzung der Vacuolen und gewisse

1) Derartige Beobachtungen finden sich schon bei Hauptfleisch (l. c. p. 196). Näheres in der von Kretzschmar im Leipziger Institut ausgeführten und inzwischen in den Jahrb. f. wiss. Bot. 1903, Bd. 39, p. 275 veröffentlichten Untersuchung. Nach dieser wird im Blatt von Vallisneria die Plasmaströmung langsamer in der Querrichtung als in der Längsrichtung fortgepflanzt, in der sie sich bis zu 3 cm in 1 Minute ausbreitet.

2) Tangl, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1884, Bd. 90, Abth. 1, p. 10.

3) A. Nestler, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1898, Bd. 107, Abth. 1, p. 708.

4) B. Němec, Die Reizleitung u. d. reizleitenden Structuren 1901, p. 8.

5) H. Miehe, Flora 1901, p. 127.

6) [Näheres über die Ausbreitung und die Wiederausgleichung der Plasmaströmung bei Kretzschmar, Jahrb. f. wiss. Bot. 1903, Bd. 39, p. 273.]

anderweitige Structuränderungen bemerklich wurde, und die sich nicht so weit ausbreitete wie die primäre Veränderung.

Beachtet man, dass die fraglichen Vorgänge einmal aus den nächsten Folgen der Verwundung und ferner aus allen den Reactionen, Gegenreactionen und Correlationen resultiren, die allmählich, direct und indirect, durch die Verwundung veranlasst werden, so ist einleuchtend, dass in jedem Falle ein complexer Process vorliegt, indem mit der Zeit veränderte Bedingungen geschaffen werden (vgl. II, § 38 und § 45 ff.). Hiernach, ist es klar, dass durch die Constatirung der Art und des Verlaufs der Umlagerung eine tiefere causale Einsicht nicht gewonnen ist. Uebrigens vermögen wir zur Zeit nicht einmal die bei den intraplasmatischen Bewegungen maassgebenden mechanischen Factoren zu präcisiren (vgl. II, § 140).

§ 154. Galvanotaxis.

Augenscheinlich werden auch die locomotorischen Bewegungen und die Plasmaströmung nicht merklich durch elektrische Ströme alterirt, welche die Intensität der normalen Pflanzenströme nicht oder doch nicht erheblich übertreffen (vgl. II, § 28, 161). Da aber der elektrische Strom bei genügender Stärke schädlich und tödtlich wirkt, so wird ein entsprechend abgeschwächter Strom ohne Frage einen gewissen Einfluss auf die physiologische Thätigkeit ausüben. Ein solcher Einfluss tritt uns auch in der galvanotropischen Reaction entgegen, die bei vielen freibeweglichen Organismen schon durch einen mässigen constanten elektrischen Strom hervorgerufen wird.

Ausserdem wird durch die plötzliche Intensitätsschwankung, also durch den Schliessungs- und Oeffnungsschlag, schon bei mässiger Intensität eine analoge Reizwirkung (eine Uebergangsreizung) ausgeübt, wie durch einen Stoss oder eine ähnliche mechanische Wirkung (vgl. II, p. 816). Wir hörten auch bereits (II, p. 536), dass ein einzelner Stoss, und ebenso ein einzelner Oeffnungs- und Schliessungsschlag, die Reizbewegung des Blattgelenkes von Mimosa pudica auslöst, während bei den Blättchen von Oxalis und bei den Ranken die volle Reizreaction erst durch eine Succession von mechanischen Stössen oder elektrischen Schlägen (Inductionsschlägen) verursacht wird. Ebenso werden bei dem Plasmodium der Myxomyceten, sowie bei dem von einer Zellhaut umkleideten Protoplasten, ähnliche Erfolge hervorgerufen wie durch mechanische Eingriffe[1]), Erfolge, die, je nach der Eigenheit des Organismus und der Intensität, Frequenz, Art und Weise etc. des Angriffs, in einer Hemmung oder Förderung der Thätigkeit, in einer leichteren Formänderung, in einer weitgehenden

---

1) Vgl. Bd. II, p. 816. Diese Uebereinstimmung wurde auch jüngst von E. Roesele (Zeitschrift f. allgem. Physiolog. 1902, Bd. 2, p. 162) betont. Thatsachen finden sich bei Kühne, Untersuch. ü. d. Protoplasma 1864, 74, 94 etc.; Engelmann, Handbuch d. Physiologie von Hermann 1879, Bd. 1, p. 366, 403; Verworn, Psycho-physiologische Protistenstudien 1889, p. 110; Allgem. Physiologie III. Aufl., 1901, p. 431; Klemm, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 28, p. 647; G. Hörmann, Studien ü. d. Protoplasmaströmung bei d. Characeen 1898, p. 60; Roesele, l. c. und in der an diesen Stellen citirten Literatur. [Ewart, On the Physics and Physiology of Protoplasmic Streaming in Plants 1903, p. 88.]

Deformation (vgl. Fig. 86, p. 816) u. s. w. bestehen. Auch kann sowohl durch Inductionsschläge wie durch mechanische Reize ein Zusammenzucken der Wimpern sowie eine Hemmung oder eine Beschleunigung ihrer Thätigkeit veranlasst werden.

Da der elektrische Reiz in ausgezeichneter Weise eine Abstufung der Intensität, der zeitlichen Dauer u. s. w., sowie die locale Application gestattet[1]), so ist er ein wichtiges Hilfsmittel, das besonders in der animalischen Physiologie in ausgedehnter Weise angewandt wurde, aber ohne Frage auch in der Pflanzenphysiologie noch mannigfacher nutzbar gemacht werden kann, als es bisher geschah. So lange aber, wie es in der Pflanzenphysiologie der Fall ist, mit Hilfe der elektrischen Reizung in principieller Hinsicht keine anderen Erfahrungen gewonnen sind, als durch mechanische Reizungen, haben wir keinen Grund, in Bezug auf die elektrischen Reizungen auf besondere Einzelheiten und Eigenthümlichkeiten einzugehen, die wir auch bei den mechanischen und anderen Reizungen nicht mittheilten. Einige Besonderheiten im Vergleich zu anderen mechanischen Reizen entspringen z. B. schon daraus, dass der elektrische Reiz streng polar und durch das ganze Organ wirkt. Ebenso bringt die physikalische Differenz des Oeffnungs- und Schliessungsschlages eine gewisse Verschiedenheit der physiologischen Wirkung beider mit sich[2]). Naturgemäss ist nicht ausgeschlossen, dass die Inductionsschläge, neben der rein mechanischen, auch einen speciellen elektrischen Einfluss ausüben.

Wir gehen hier auch nicht näher auf die Beeinflussung der Bewegungsthätigkeit durch den constanten elektrischen Strom[3]) ein und wenden uns zu der Betrachtung der Galvanotaxis. In dieser tritt uns eine typische tropistische Reaction entgegen, bei welcher durch die Richtung des galvanischen Stromes eine Orientirung veranlasst wird, die, je nachdem sie eine Wanderung des Organismus nach dem positiven oder negativen Pol verursacht, als positive (anodische) oder negative (kathodische) Galvanotaxis bezeichnet wird. Aus den vorliegenden Untersuchungen[4]), die übrigens vorwiegend an animalischen und

---

1) Methodisches über die Anwendung der Inductionsschläge bei mikroskopischen Untersuchungen z. B. bei Nägeli u. Schwendener, Mikroskop II. Aufl., 1877, p. 462; Zimmermann, Mikroskop 1895, p. 231; Roesele, l. c. p. 143. Näheres über die elektrische Methodik für physiologische Zwecke findet sich bei Biedermann; Elektrophysiologie 1895; L. Hermann, Physiolog. Practicum 1898 u. s. w.

2) Vgl. über solche Besonderheiten z. B. Verworn, Allgem. Physiolog. III. Aufl., 1901, p. 431; Fr. Schenck, Pflüger's Archiv f. Physiologie 1897, Bd. 66, p. 257 etc. An diesen Stellen ist die verschiedene Wirkung von Oeffnungs- u. Schliessungsschlägen, sowie die Uebereinstimmung mit dem sog. Pflüger'schen Gesetz und die Abweichung von demselben behandelt. Ueber die elektrischen Reizerfolge an Nerven und Muskeln vgl. Biedermann, l. c. etc.

3) Verschiedene Erfahrungen sind in den Bd. II, p. 820 Anm. 1 citirten Arbeiten mitgetheilt.

4) Nachdem L. Hermann (Pflüger's Archiv f. Physiolog. 1885, Bd. 37, p. 457; 1886, Bd. 39, p. 414) die Galvanotaxis der Froschlarven entdeckt hatte, wurde die Galvanotaxis der Infusorien, Flagellaten etc. nachgewiesen und näher studirt von M. Verworn (Pflüger's Archiv f. Physiologie 1889, Bd. 45, p. 27; 1889, Bd. 46, p. 268; Psychophysiologische Protistenstudien 1889, p. 115; Allgemeine Physiologie III. Aufl., 1901, p. 476). Weitere Studien über niedere Organismen wurden dann unter anderm angestellt von V. Ludloff, Pflüger's Archiv f. Physiologie 1895, Bd. 59, p. 525; J. J. Loeb

an den auf der Grenze zwischen Thier- und Pflanzenreich stehenden locomotorischen Organismen angestellt sind, scheint im allgemeinen die negative Galvanotaxis häufiger vorzukommen, als die positive Galvanotaxis. Uebrigens wird bei gewissen Organismen durch die Steigerung der Reizintensität (des galvanischen Stromes) ein Uebergang der positiven in die negative Galvanotaxis herbeigeführt (vgl. II, § 124). Auch giebt es einige Organismen, die transversal galvanotactisch reagiren.

Nach Verworn und Anderen reagiren z. B. unter normalen Verhältnissen negativ galvanotactisch Paramaecium aurelia, bursaria, Coleps hirtus und alle untersuchten Infusorien (Ciliaten) mit Ausnahme von Opalina ranarum, die sich positiv galvanotactisch, bei stärkerem Strom aber nach Wallengren (l. c.) ebenfalls negativ galvanotactisch verhält. Unter den Flagellaten wurden von Verworn Trachelomonas hispida, Peridinium tabulatum negativ, Polytoma uvella, Cryptomonas ovata dagegen positiv galvanotactisch befunden, ebenso Chilomonas paramaecium, das aber nach Verworn[1] bei stärkerem Strom negativ galvanotactisch wird. Ferner reagirt Volvox aureus nach Carlgren[2]) negativ galvanotactisch, und sicherlich kommt auch noch anderen Volvocineen ein galvanotactisches Reactionsvermögen zu, das aber von Verworn[3]) z. B. bei Euglena viridis vermisst wurde. Augenscheinlich besitzen auch gewisse Bacterien[4]) eine galvanotactische Reizbarkeit. Eine solche, und zwar eine negative Galvanotaxis kommt nach Verworn[5]) auch den Amöben zu. Jedoch änderte sich bei den von Schenck[6]) untersuchten Amoeba-Arten die Stimmung mit der Temperatur derart, dass bei 25 C. eine negativ, bei höherer und tieferer Temperatur aber eine positiv galvanotactische Bewegung eintrat.

Eine transversal galvanotactische Orientirung wurde von Verworn[7]) nur bei dem Infusor Spirostomum ambiguum beobachtet. Eine solche tritt ferner an den an einem festen Substrat herumlaufenden, also thigmotactisch gereizten Individuen von Oxytrichia und Stylonychia ein, während die frei schwimmenden Individuen negativ galvanotactisch reagiren[8]).

Um die Galvanotaxis unter dem Mikroskop zu beobachten, kittet man, nach dem Vorgehen von Verworn (l. c.), auf einen Objectträger zwei dünngeschliffene Leisten a, a' Fig. 87 aus gebranntem porösen Thon (Thonzellenmasse) und verbindet diese derart durch Kittstreifen b b' (Wachs mit Colophonium), dass ein flaches, rechteckiges Kästchen entsteht, welches zur Aufnahme der die Versuchsobjecte enthaltenden Flüssigkeit dient. Nunmehr werden die mit sehr verdünnter Koch-

---

ebenda 1896, Bd. 65. p. 518; S. Jennings, Journal of Physiology 1897, Bd. 21, p. 305; A. Pütter, Archiv f. Anatom. u. Physiologie, Physiolog. Abth., Supplementband 1900, p. 243; H. Wallengren, Zeitsch. f. allgem. Physiolog. 1902, Bd. 2, p. 341 [und 1903, Bd. 3, p. 22]. — Ueber Galvanotropismus vgl. Bd. II, § 118.

1) Vgl. auch Wallengren, l. c. p. 377.

2) O. Carlgren, Centralbl. f. Physiolog. 1900, Bd. 14, p. 35.

3) Verworn, l. c. 1889, p. 290. — Das Verhalten von Diatomeen scheint noch nicht untersucht zu sein.

4) Verworn, l. c. 1889, p. 291; Chauveau, Compt. rend. 1896, Bd. 121, p. 892.

5) Verworn, l. c. 1889, p. 272; Pflüger's Archiv f. Physiolog. 1896, Bd. 65, p. 47.

6) Fr. Schenck, Pflüger's Archiv f. Physiolog. 1897, Bd. 66, p. 253.

7) Verworn, l. c. 1901, p. 480; Pflüger's Archiv 1896, Bd. 62.

8) Pütter, l. c. p. 275. Vgl. Bd. II, p. 758.

salzlösung getränkten Pinsel der unpolarisirbaren Electroden *c c*[1]) in der durch Fig. 87 gekennzeichneten Weise an die Thonleisten gelegt. Wird dann ein galvanischer Strom durch die Flüssigkeit geleitet, so tritt bei den gut reagirenden Organismen sofort die galvanotactische Orientirung des Körpers ein, die z. B. bei dem negativ galvanotactischen Paramaecium zur Folge hat, dass alle Individuen mit der ihnen zukommenden Bewegungsschnelligkeit nach der Kathode schwimmen und sich an dieser ansammeln. Sobald man durch Umlegen der Wippe die Stromrichtung wechselt, tritt sofort die umgekehrte Orientirung der Versuchsobjecte und das Wandern nach der nunmehrigen Kathode ein. Diese überaus exacte und auffällige Reaction, die man oft wiederholen kann, ist vortrefflich

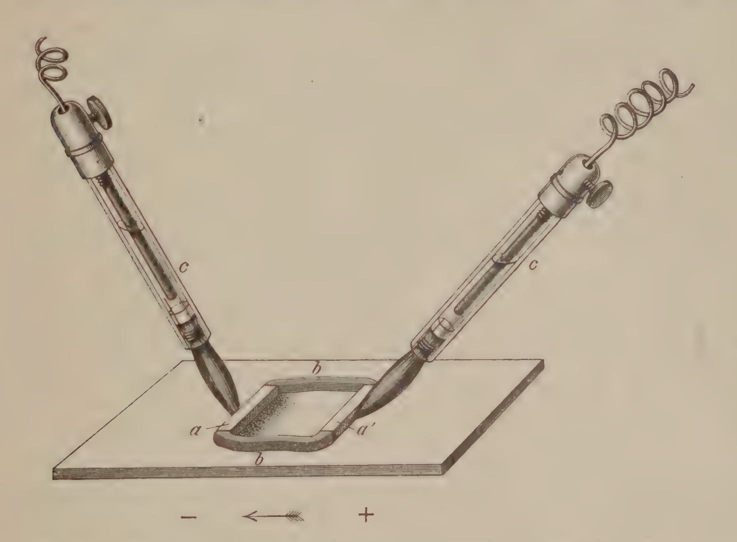


Fig. 87. An der Thonleiste *a*, welche die Kathode ist, sieht man die Anhäufung des negativ galvanotactischen Paramaecium aurelia.

geeignet, um die Galvanotaxis mittelst vergrössernder Projection einem Zuhörerkreis vorzuführen[2]). Wenn man einen Strom von 5—20 Volt anwendet und einen regulirbaren Widerstand einschaltet, lässt sich leicht die passende Stromstärke herstellen. Diese liegt z. B. bei Paramaecium nach Ludloff (l. c. p. 531) ungefähr zwischen 0,1—0,6 M. A., während bei 0,06 M. A. nur eine undeutliche galvanotropische Reaction eintritt.

Die Art und Weise des Eintrittes und des Verlaufes der Reaction kann schon keinen Zweifel lassen, dass es sich bei der Galvanotaxis um eine physiologische Reizbewegung, also nicht um eine mechanische Fortführung durch die kataphorische Wirkung des elektrischen Stromes handelt[3]). Zudem sieht

---

1) Ueber unpolarisirbare Elektroden vgl. z. B. Biedermann, l. c. p. 150; Hermann, l. c. p. 29; Cyon, Methoden d. physiolog. Experimente 1876, p. 386.

2) Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 719.

3) Natürlich kann ein stärkerer Strom auch eine kataphorische Wirkung ausüben. Desshalb ist es aber nicht gerechtfertigt, die physiologische Galvanotaxis auf eine solche Wirkung zu schieben, wie es B. Birukoff (Pflüger's Archiv f. Physiologie

man bei Verwendung eines Gemisches die positiv galvanotactische Art nach der Anode, die negativ galvanotactische Art gleichzeitig nach der Kathode wandern, während die abgetödteten Individuen keine Fortbewegung zeigen.

Die Infusorien und Flagellaten reagiren aber typisch topotactisch, d. h. sie orientiren sich (analog wie die phototactischen Schwärmer) in bestimmter, polarer Weise zur Stromrichtung, und je nachdem durch diese Orientirung das vorausgehende Vorderende der Anode oder Kathode zugewandt wird und zugewandt bleibt, wandert der Organismus mit der normalen Bewegungsthätigkeit[1]) dem positiven oder dem negativen Pole zu (vgl. Bd. II, p. 754). Aus der Erhaltung dieser Orientirung bei Constanz des Stromes ergiebt sich zugleich, dass die Galvanotaxis durch die Reizwirkung des constanten Stromes, also nicht durch die Stromschwankung (Uebergangsreizung) veranlasst wird. Damit ist nicht ausgeschlossen, dass es auch Organismen giebt, die sich gerade gegenüber Inductionsschlägen bestimmt orientiren. Ebenso ist noch nicht entschieden, ob etwa gewisse Bacterien oder gewisse andere Organismen phobogalvanotactisch reagiren.

Analog wie bei der Steigerung der Lichtintensität wird auch, so viel bekannt, bei der Steigerung des galvanischen Stromes die Ueberführung der positiven in die negative Galvanotaxis durch eine Umkehrung der polaren Orientirung hervorgerufen. Da aber die gesammte Bewegungsthätigkeit, und somit die mechanische Ausführung der Orientirung und Wendung, durch die Cilien vermittelt wird, so ist mit der Realisirung der Reaction zugleich gesagt, dass der tropistische Reiz des galvanischen Stromes, der Lichtstrahlen u. s. w. die Thätigkeit der Wimpern, gleichviel ob direct oder indirect, so beeinflusst und regulirt, dass eine bestimmte Gleichgewichtslage angenommen, erhalten und nöthigenfalls modificirt wird. Diese Forderung bleibt immer zu Recht bestehen, gleichviel ob der reagirende Organismus nur an einem Pole eine oder einige Cilien trägt oder allseitig mit zahlreichen, gleichartigen oder ungleichartigen (und ungleich reagirenden) Wimpern bedeckt ist. Thatsächlich ist nach Ludloff[2]) die galvanotactische Einstellung von Paramaecium mit einer verschiedenartigen Beeinflussung der Wimperthätigkeit am vorderen und hinteren Ende u. s. w. verknüpft. Ebenso ist nach Wallengren[3]) die relativ ungleiche Beeinflussung der an verschiedenen Stellen der Körperoberfläche befindlichen Wimpern die Ursache, dass bei Opalina ranarum mit der Steigerung des galvanischen Stromes an Stelle der positiven eine negativ galvanotactische Orientirung tritt. Der Umstand aber,

---

1899, Bd. 77, p. 555) und R. Pearl (American Journal of Physiology 1900, Bd. 4, p. 96) thun. Siehe z. B. auch A. Pütter, Archiv f. Anatomie u. Physiologie 1900, Supplementband, p. 299.

1) Begreiflicherweise kann in Folge der Einwirkung des galvanischen Stromes, direct oder indirect, auch eine Beschleunigung oder Verlangsamung der Bewegung eintreten. Beispiele dafür unter anderm bei Verworn 1889, l. c. p. 280; Ludloff, l. c. p. 544; Wallengren, l. c. p. 369. Vgl. auch Bd. II, p. 821.

2) Ludloff, l. c. p. 552.

3) H. Wallengren, l. c. p. 375, 381. Ich gehe hier nicht näher auf die speciellen Befunde an animalischen Organismen ein. Uebrigens ist es einleuchtend, dass sich die Erfolge mannigfaltiger gestalten, wenn ein Organismus verschiedenwerthige und ungleich reagirende Cilien besitzt.

dass nach Loeb[1]) Paramaecium aurelia in 0,4—0,7 proc. Chlornatriumlösung in umgekehrter Richtung schwimmt, bringt es mit sich, dass dieser Organismus in der Salzlösung nicht mehr negativ, sondern positiv galvanotactisch reagirt, obgleich seine Körperachse in derselben polaren Weise wie zuvor orientirt wird.

Mit der Constatirung der mechanischen Mittel zur Ausführung der Bewegung und Orientirung ist natürlich auch in Bezug auf die Galvanotaxis nicht ermittelt, ob die Wimpern[2]) direct oder indirect gereizt werden, und welcher Art der Perceptionsprocess ist (II, § 125, 126). Beachtet man aber, dass sich abgetrennte Stücke eines Infusoriums in der üblichen Weise fortbewegen[3]), dass solche abgetrennte Theilstücke von Bursaria truncatella in demselben Sinne galvanotactisch reagiren wie das intacte Individuum[4]), so wird man zu der Annahme gedrängt, dass die einzelnen Wimpern und Wimpergruppen in ziemlich weitgehender Unabhängigkeit arbeiten und bis zu einem gewissen Grad selbständig und einzeln galvanotropisch reizbar sind.

Die galvanotactische Bewegung der Amöben wird, ebenso wie jede Locomotion, durch eine bestimmt gerichtete Verwendung von Expansion und Contraction, d. h. mit den üblichen Bewegungsmitteln ausgeführt. Indess ist noch nicht entschieden, ob es sich bei der galvanotropischen Reaction dieser Organismen, wie es wahrscheinlich ist, um einen physiologischen Reizprocess oder einfach um einen mechanischen Erfolg[5]) handelt, der dadurch zu Stande kommt, dass durch die polare Wirkung des elektrischen Stromes die Oberflächenspannung local herabgesetzt, bezw. erhöht wird (vgl. Bd. II, § 136, 137 u. p. 761).

Theoretisches. Wie immer der eigentliche physiologische Perceptionsprocess beschaffen sein mag, so muss es doch wahrscheinlich dünken, dass der nähere Reizanstoss[6]) durch die elektrolytischen Umsetzungen und Ionenverschiebungen geschaffen wird, die durch den galvanischen Strom bewirkt werden. Befindet sich der reagirende Organismus in reinem Wasser, so kann es sich zunächst nur um interne Vorgänge und Verschiebungen handeln, während dann, wenn das umgebende Medium Salze enthält, auch schon durch die elektrolytische Zersetzung dieser die Bedingungen für eine chemotropische Reizung hergestellt

1) J. J. Loeb, Pflüger's Archiv f. Physiologie 1897, Bd. 66, p. 352. Vgl. diesen Bd. II, p. 702 Anm., wo mitgetheilt ist, dass nach Pütter (l. c. p. 297) das Rückwärtsschwimmen mit der Accommodation an die Salzlösung aufhört.

2) Ueber die ungleiche Sensibilität der verschiedenartigen Wimpern eines Organismus finden sich z. B. Angaben in den citirten Arbeiten von Verworn, Pütter, Wallengren u. s. w. — Auf Grund seiner Versuche mit Infusorien kommt E. Roesle (Zeitschr. f. allgem. Physiologie 1902, Bd. 2, p. 164) zu der Annahme, dass z. B. bei Stentor und Vorticella die grösste Sensibilität für Inductionsschläge und mechanische Reize nicht den Wimpern selbst, sondern der Mundöffnung in der Nähe der Einfügungsstelle der Cilien zukommt.

3) Vgl. die Bd. II, p. 705 Anm. 5 citirte Literatur, sowie Bd. II, p. 762.

4) Verworn 1889, l. c. p. 293.

5) Derartige Auffassungen finden sich bei Verworn, Schenck u. s. w., in deren Arbeiten die Reactionsweise der Amöben näher beschrieben ist.

6) Vgl. Bd. II, § 125—127.

werden können[1]). Die Verhältnisse und Erfolge im Inneren des Organismus werden sich aber schon desshalb complicirt gestalten, weil der Protoplast vielleicht nicht alle Ionen passiren lässt, und desshalb möglicherweise gewisse Trennungen und locale Anhäufungen der Ionen erzielt werden[2]). Zudem kann man z. B. nicht wissen, ob durch die separirten Anionen und Kationen (in analoger Weise wie durch eine entsprechende Aussenwirkung) eine chemotactische Reizung ausgeübt wird, oder ob etwa die partielle und inäquale elektrolytische Zersetzung in gewissen Partieen oder Organen des lebendigen Protoplasmas als tropistischer Reiz empfunden wird.

Jedenfalls ist es nicht wahrscheinlich, dass die galvanotropische Reizung, wie es Loeb[3]) annimmt, allein auf der polaren Wirkung von Säure, bezw. Alkali beruht, welche einmal durch die Säure- bezw. Metallionen erzielt wird, die sich aus dem Organismus nach dem positiven bezw. dem negativen Pol bewegen, und ferner durch diejenigen Ionen ausgeübt wird, die, bei der elektrolytischen Zerlegung der Salze in der Aussenflüssigkeit, von dem positiven zum negativen Pol, sowie umgekehrt wandern und dementsprechend an den Organismus anprallen. Wenn auch Loeb darzuthun sucht, dass durch den polaren Angriff von Säuren oder Alkalien am Organismus ähnliche Deformationen hervorgerufen werden, wie durch den galvanischen Strom, so ist diese Argumentation schon desshalb nicht zwingend, weil ein normaler Reizprocess nicht schlechthin nach den Erfolgen bemessen werden kann, die dasselbe Agens bei extrem gesteigerter Einwirkung verursacht. Zudem stimmen nach Pütter[4]) die Wirkungen eines stärkeren galvanischen Stromes nicht mit den Effecten überein, die bei der Einwirkung von Säuren und Alkalien beobachtet werden.

An anderer Stelle (Bd. II, p. 593) ist schon darauf hingewiesen, dass noch näher zu ermitteln ist, in wie weit durch die elektrischen Strahlen ähnliche Reizwirkungen ausgeübt werden wie durch den galvanischen Strom.

§ 155. Cytotaxis.

Wenn man einfach zur Kennzeichnung der Thatsache, dass von Organismen oder von den Theilstücken eines Organismus, infolge der wechselseitigen Beeinflussung, eine Annäherung oder ein Auseinanderweichen ausgeführt wird, mit Roux[5]) von positivem oder negativem Cytotropismus (bezw. Cytotaxis) redet, so ist damit keine bestimmte Voraussetzung über die veranlassenden und bewirkenden Anstösse und Mittel verknüpft, die eben verschiedenartig sein können und in jedem einzelnen Falle näher aufgeklärt werden müssen.

---

1) Dass die Culturflüssigkeit durch elektrolytische Zerlegung an den Elektroden eine schädigende Zusammensetzung annehmen kann, wurde bereits Bd. II, p. 123 erwähnt.

2) Vgl. W. Nernst, Nachricht. d. Gesellsch. d. Wissenschaft. zu Göttingen 1899, p. 104.

3) J. J. Loeb, Pflüger's Archiv f. Physiologie 1897, Bd. 65, p. 518. Siehe auch H. H. Dale, Centralbl. f. Physiolog. 1901, Bd. 15, p. 303.

4) A. Pütter, Archiv f. Anatom. u. Physiolog. Supplementband 1900, p. 294.

5) W. Roux, Archiv f. Entwickelungsmechanik 1894, Bd. 1, p. 57, 200; Programm und Forschungsmethoden d. Entwickelungsmechanik 1897, p. 10.

Eine solche Präcision liegt unter anderm vor, wenn die Annäherung oder Entfernung nachweislich durch eine von dem Organismus ausgehende tropistische Reizwirkung hervorgerufen wird. Das wird aber immer der Fall sein, wenn durch einen secernirten Stoff ein chemotropistischer Reiz ausgelöst wird. So haben wir unter anderm (II, § 150) gehört, dass die Samenfäden verschiedener Pflanzen durch eine chemotactische Reaction zur Eizelle geführt werden, und beiläufig[1]) wurde erwähnt (II, p. 812), dass Individuen derselben Art von Infusorien oder Bacterien durch ihre Excrete eine tropistische Reizwirkung aufeinander ausüben können. Die Ansammlung aerotactischer Bacterien um eine (im Licht) Sauerstoff producirende Algenzelle ist ebenfalls ein Beispiel für eine chemotropische Cytotaxis, durch welche die Bacterien entweder bis zur Berührung der Algenzelle oder, wenn der Sauerstoff bei grösserer Dichte repulsiv wirkt, bis in die Nähe der Algenzelle geführt werden (I, p. 292; II, p. 809). Ferner zählen die Dirigirung des Pollenschlauches zu dem Embryosack, sowie die Lenkung der Pilzhyphen in den Wirth oder zu den flechtenbildenden Algen, zu den cytotropischen Reactionen, die in der Hauptsache durch Chemotropismus herbeigeführt werden[2]). Ueberhaupt sind chemische Einflüsse, wie mehrfach betont wurde (II, Kap. VII), besonders geeignet, um regulatorische und directive Wechselwirkungen der Organismen aufeinander und innerhalb eines Organismus zu erzielen.

In gewissen Fällen dürften wohl auch osmotropische oder thigmotropische, möglicherweise auch hydrotropische Reizungen, zur Erzielung einer physiologischen Wechselwirkung nutzbar gemacht werden, während für diesen Zweck thermische, galvanische und photische Reize weniger oder nicht in Betracht zu ziehen sein dürften. Denn Lichtstrahlen werden nur von einzelnen Pflanzen ausgesandt (II, § 160), die durch die Eigenthätigkeit der Pflanze erzeugten galvanischen Ströme (II, § 161) und Temperaturdifferenzen (II, § 156) sind aber zu gering, um eine nennenswerthe tropistische Reizung auszuüben[3]). Dagegen bieten z. B. die Samenfäden von Fucus (II, p. 818), sowie die Ranken (II, § 86) Beispiele dafür, dass durch die thigmotropische Reizung ein gewisser Zusammenhalt gesichert wird.

Gleichviel ob die Reizung auf kurze Distanz (vgl. II, p. 699) oder erst bei der Berührung eintritt, so handelt es sich doch in den angedeuteten Fällen um physiologische Reizreactionen, durch die entweder schon das Zusammenwandern oder doch das Zusammenbleiben veranlasst und vermittelt wird. Aber auch ohne eine solche physiologische Reaction ist es möglich, dass kleine Objecte in der früher (II, p. 715, 756) erörterten Weise durch die Modification der Oberflächenspannung, also ohne Mithilfe einer physiologischen Bewegungsthätigkeit, einander genähert oder von einander entfernt werden. In diesem Falle liegt also eine rein physikalische Bewegung vor (wie sie unter anderm auch bei

---

1) Vgl. Bd. II, p. 801 u. die dort citirte Literatur. — Eine bestimmte Gruppirung ist aber auch aus rein mechanischen Gründen möglich, wie es bei Oscillaria der Fall zu sein scheint (II, p. 711).

2) Siehe Bd. II, p. 583; 218.

3) Natürlich sind hier nicht solche Wirkungen zu beachten, die etwa durch reflektirtes Licht oder durch locale Erwärmung von Aussen herbeigeführt werden.

einem Oeltropfen durch einseitige Berührung mit Seifenlösung hervorgerufen wird), bei der die physiologische Thätigkeit nur insofern betheiligt ist, als durch sie die Stoffwechselproducte entstehen, durch deren einseitiges Herantreten die Bedingungen für die physikalische Bewegung hergestellt und unterhalten werden. Möglicherweise wird durch eine solche chemotropische Argotaxis (II, p. 756) bewirkt, dass, wie Roux[1]) constatirte, die separirten Theilstücke des Eies von Rana fusca wiederum zusammenwandern. Vielleicht spielt diese Argotaxis eine gewisse Rolle bei dem Zusammenwandern der Amöben der Acrasieen zu einem Aggregationsplasmodium (II, p. 746). Da diesen Amöben aber auch eine locomotorische Eigenbewegung zukommt, so ist es eher wahrscheinlich, dass das besagte Zusammenführen durch die chemotactische Lenkung dieser physiologischen Bewegungsthätigkeit erzielt wird. Eine bestimmte Schlussfolgerung ist nicht daraus zu entnehmen, dass dieses Zusammenwandern unter bestimmten Bedingungen unterbleibt (II, p. 746). Denn dieses Unterbleiben wird z. B. eintreten, wenn die maassgebende secretorische Thätigkeit sistirt wird, von der ebensowohl die Argotaxis, als auch die typische Chemotaxis abhängt. Sicherlich beruhen aber die tropistischen Bewegungen, somit wohl auch das Zusammenwandern der Amöben und der Plasmodien der Myxomyceten, auf einer typischen physiologischen Reaction (II, p. 761).

An anderer Stelle (II, § 140) wurde bereits hervorgehoben, dass chemische Wechselwirkungen sicherlich auch bei dem Zusammen- und Auseinanderführen, überhaupt bei den Bewegungs- und Gruppirungsvorgängen im Inneren der Zelle, eine hervorragende Rolle spielen. Bei dieser Gelegenheit wurde zugleich darauf hingewiesen, dass bei diesen Vorgängen, neben anderen Mitteln, vermuthlich auch argotactische Bewegungen in Anwendung kommen. Ferner ist schon (II, p. 745) betont worden, dass das Zusammentreffen nur eine Voraussetzung für das Verschmelzen von Protoplasten etc. ist, dessen Realisirung stets von besonderen Umständen und Bedingungen abhängt.

Kapitel XV.
Erzeugung von Wärme, Licht und Elektricität.

Abschnitt I.
Wärmebildung.

§ 156. Allgemeines.

Den Pflanzen kommt eine Wärmeregulation wie den warmblüthigen (homoiothermen) Thieren nicht zu, vielmehr steigt und fällt ihre Körpertemperatur, analog

1) W. Roux 1894, l. c. p. 43; Rhumbler, Biolog. Centralbl. 1898, Bd. 18, p. 22; Ergebnisse d. Anatomie u. Entwickelungsgeschichte von Merkel und Bonnet 1898, Bd. 8, p. 587.

wie die kaltblütiger (poikilothermer) Thiere, mit der Temperatur des umgebenden Mediums. Von dieser wird indess die Temperatur des Pflanzenkörpers bis zu einem gewissen Grade im positiven oder negativen Sinne abweichen, je nachdem die erwärmenden oder die abkühlenden Factoren überwiegen.

Thatsächlich wird durch die Sauerstoffathmung in der Pflanze, ebenso gut wie im Thiere, nach Maassgabe der Verbrennung Wärme erzeugt (vgl. I, p. 578). Diese Wärmeproduction wird naturgemäss durch die Sauerstoffentziehung, also bei der Einschränkung des nunmehr unzureichenden Betriebsstoffwechsels der Aeroben auf die intramoleculare Athmung (I, p. 543), auf ein geringes Maass reducirt. Jedoch kann durch die zum Theil sehr ausgiebigen Zertrümmerungen, durch die bei den Anaeroben der volle Betrieb der Lebensthätigkeit ermöglicht wird, auch ein erhebliches Quantum von chemischer Energie in Wärme umgesetzt werden (vgl. I, § 98, 105 u. II, Kap. XVI).

Da die auf die Einheit des Körpergewichts bezogene Sauerstoffathmung bei nicht wenigen Pflanzen gleich stark, bei Schimmelpilzen und Bacterien aber unter Umständen 4—100 mal ansehnlicher ist als bei höheren Thieren (I, p. 526), so kommt gewissen vegetabilischen Organismen eine gleiche oder sogar eine viel grössere Wärmeproduction zu, als den höheren animalischen Wesen. Eine erhebliche Erhöhung der Körpertemperatur über die Umgebung unterbleibt bei den Pflanzen aber desshalb, weil durch die relativ ansehnliche Entwickelung der Körperoberfläche eine sehr starke Wärmeabgabe bedingt ist. So kommt es, dass die meisten Pflanzensprosse, selbst dann, wenn durch den Aufenthalt im dampfgesättigten Raum die Transpiration möglichst reducirt ist (I, p. 227), nicht merklich oder doch nur bis etwa 0,3 C. wärmer sind, als die umgebende Luft, und dass die abkühlende Wirkung der normalen Transpiration zumeist ausreicht, um die Körpertemperatur ein wenig unter die Lufttemperatur herabzudrücken. Jedoch wird bei einigen massigeren Objecten, wie z. B. bei dem Blüthenstand der Aroideen, durch eine besonders energische Athmungsthätigkeit (I, p. 527) eine erhebliche Erwärmung erzielt. Dagegen ist bei Knollen, Baumstämmen, überhaupt bei den meisten dickeren Organen, die Athmungsintensität verhältnissmässig schwach (vgl. II, § 95), und demgemäss fällt die Erwärmung über die Lufttemperatur nicht selten geringer aus, als bei dünneren und lebhafter athmenden Sprossen. Bei den so energisch athmenden Schimmelpilzen und Bacterien verhindert die verhältnissmässig gewaltige Oberflächenentwickelung schon beim Aufenthalt in Luft eine erhebliche Erwärmung, und beim Aufenthalt in Wasser wird die producirte Wärme natürlich noch viel schneller entzogen[1]).

Die reale Körpertemperatur ergiebt sich natürlich immer aus der Gesammtheit aller physiologischen und physikalischen Vorgänge, die auf Erwärmung und Abkühlung hinarbeiten[2]). Aus der selbstthätigen Erwärmung der Pflanze, die wir bei Unterdrückung der Transpiration beobachten, folgt also zunächst nur, dass die Summe aller Processe, die sich in dem lebensthätigen Organismus

---

1) Ueber poikilotherme Thiere vgl. L. Krehl u. F. Soetbeer, Pflüger's Archiv f. Physiolog. 1899, Bd. 77, p. 1. [Bohr, Centralbl. f. Physiol. 1903, Bd. 17, p. 526.]

2) Vgl. Pfeffer, Studien zur Energetik 1892, p. 171, 199.

abspielen, eine positive Wärmetönung liefert. Die empirischen Erfahrungen lassen aber keinen Zweifel, dass die Wärmeproduction zumeist in überwiegender Weise dem Betriebsstoffwechsel (der Sauerstoffathmung oder dem anaeroben Umsatz) zufällt, so dass die positiven und negativen Wärmetönungen, die in der Pflanze aus anderweitigen chemischen Umsetzungen, aus Verwandlung von Wärme in Arbeit und umgekehrt etc. entspringen, in der Regel das Gesammtresultat nicht allzu erheblich beeinflussen. Bei Zufuhr von Wasser zu trockenen Samen wird indess durch den Quellungsprocess eine transitorische Temperatursteigerung hervorgerufen (I, p. 63). Die sogleich mit der Quellung beginnende und sich mit der Keimung steigernde Athmungsthätigkeit hat aber zur Folge, dass sich die Temperatur weiterhin von neuem erhebt[1]).

Da nur die lebendigen Zellen athmen und Wärme produciren, so ist klar, dass Organe, in denen sich viele todte oder in geringem Grade thätige Zellen befinden, eine nur geringe Temperatursteigerung selbst dann erfahren, wenn eine Anzahl von Zellen sehr energisch arbeitet. In der einzelnen Zelle ist wiederum nur das Protoplasma athmungsthätig, und in diesem muss desshalb da, wo die lebhafteste Verbrennung stattfindet, eine derartige Wärmeentbindung stattfinden, dass local eine schädliche Temperatursteigerung eintreten würde, wenn diese nicht durch die Durchtränkung und Umspülung mit Wasser vermieden würde[2]). Auf diese Weise wird auch die Wärme aus einem winzigen Bacterium derart abgeleitet, dass sich dessen Körpertemperatur voraussichtlich selbst dann nicht wesentlich über die Temperatur des umgebenden Wassers erhebt, wenn der Organismus eine ungewöhnlich intensive Athmungsthätigkeit entwickelt (vgl. Bd. I, p. 526).

Nach dem Gesagten wird zumeist durch die Abnahme und Zunahme der Athmungsthätigkeit, wenigstens in den Hauptzügen, auch die Veränderung der Wärmeproduction angezeigt. Demgemäss liefert die graphische Darstellung der Athmungsthätigkeit und der Erhöhung der Körpertemperatur (bei der in dampfgesättigter Luft befindlichen Pflanze) ähnliche Curven. Nach einer Verwundung erreichen also Athmung und Körpertemperatur ungefähr zu derselben Zeit den maximalen Werth (vgl. Bd. I, p. 576; II, § 157). Mit der Erniedrigung der Aussentemperatur nehmen gleichzeitig die Athmung, sowie die Erhöhung der Körpertemperatur über die umgebende Luft mehr und mehr ab, während mit der Steigerung der Aussentemperatur die Athmungsthätigkeit (I, p. 572) und, soweit bekannt, auch die Erhebung der Körpertemperatur über die Umgebung bis gegen die Lebensgrenze zunehmen. Aus der Erfahrung, dass die Temperatur des Pflanzenkörpers im wesentlichen in analoger Weise der Aussentemperatur folgt wie die einer todten Masse, ergiebt sich ferner, dass in der Pflanze durch die Erhöhung und Erniedrigung der Aussentemperatur keine selbstregulatorischen Processe ausgelöst werden, die (analog wie bei den warmblütigen Thieren) durch Modification der Wärmeproduction oder der Wärmeabgabe auf die Erhaltung der bisherigen Körpertemperatur hinarbeiten. Allerdings wird durch die Steigerung der Transpiration eine

1) Wiesner, Versuchsstationen 1872, Bd. 15, p. 138.
2) Vgl. Engelmann, Botan. Zeitung 1888, p. 713.

gewisse Abkühlung erzielt, die insofern von Nutzen ist, als sie z. B. bei starker Insolation unter Umständen verhüten kann, dass die Pflanze bis zur Schädigung erwärmt wird (II, § 159). Indess handelt es sich bei dieser Abkühlung um einen rein physikalischen Vorgang. Denn soweit physiologische Regulationen in Betracht kommen, sind diese nur darauf berechnet, bei höherer Inanspruchnahme die Wasserverdampfung einzuengen und auf diese Weise der Schädigung der Pflanze durch zu weitgehenden Wasserverlust vorzubeugen (I, p. 218).

Die poikilothermen Organismen haben gegenüber den homoiothermen Organismen das voraus, dass ihre Körpertemperatur ohne Gefährdung des Lebens in viel weiteren Grenzen schwanken kann. Dafür vermögen aber die homoiothermen Organismen, eben weil sie befähigt sind, eine annähernde Constanz der Körpertemperatur zu erhalten, auch dann die volle Bewegungs- und Lebensthätigkeit zu bewahren, wenn z. B. die Temperatur der Umgebung ansehnlich sinkt, während unter diesen Umständen die vitale Thätigkeit der poikilothermen Organismen unvermeidlich mehr und mehr herabgedrückt wird. Durch diese Accommodationsfähigkeit ist andererseits bei diesen Organismen der hohe Energieverlust vermieden, der bei den homoiothermen Wesen unerlässlich ist, um dieselbe Körpertemperatur in einer kalten Umgebung, trotz der sehr ansehnlichen Wärmeabgabe, zu erhalten.

Die selbstthätige Wärmeproduction ist somit bei den Homoiothermen, aber nicht bei den Poikilothermen, eine Hauptaufgabe und ein nothwendiges Ziel der Thätigkeit. Denn die Pflanzen wachsen auch dann, wenn ihr Körper, in Folge der Transpiration, dauernd etwas tiefer temperirt ist als die umgebende Luft, und das Gedeihen würde nicht wesentlich beeinflusst werden, wenn der Wegfall der selbstthätigen Wärmeproduction zur Folge hätte, dass die Körpertemperatur um etwa 0,1—0,2 C. tiefer zu liegen käme. Die Wärmeproduction ist also bei den Pflanzen nicht Selbstzweck, sondern nur eine Begleiterscheinung der Zertrümmerungen im Betriebsstoffwechsel, die derart sind und auch wohl derart sein müssen, dass bei ihrer Realisirung chemische Energie in Wärme transformirt wird. Damit ist aber zugleich ausgesprochen, dass diese physiologische Wärmetönung, wenn ich so sagen darf diese Wärme im status nascendi, eine ganz andere Bedeutung hat und haben kann, als die von Aussen zugeführte Wärme, durch die im wesentlichen nur der (formale) Temperaturzustand hergestellt wird [1]).

Natürlich ist nicht ausgeschlossen, dass in bestimmten Fällen die Steigerung der Körpertemperatur durch die selbstproducirte Wärme auf bestimmte Ziele berechnet ist. So werden offenbar durch die ansehnliche Erwärmung des Blüthenkolbens der Aroideen die den Blüthenstaub übertragenden Insecten zu reichlicherem Besuch veranlasst [2]). Ferner mag die Aufrechthaltung einer gewissen Transpiration durch die Eigenwärme (I, p. 227) zur Folge haben, dass, auch beim Aufenthalt im dampfgesättigten Raum, nicht so leicht eine Injection

---

1) Pfeffer, Studien zur Energetik 1892, p. 171, 200. — Dieses Buch. Bd. I, p. 578; II, Kap. XVI.

2) Vgl. Ludwig, Biologie 1896, p. 261; G. Kraus, Die Blüthenwärme bei Arum italicum 1882, p. 20 (Sep. a. Abhandlg. d. naturf. Gesellsch. zu Halle Bd. 16); Annal. d. jardin. botan. d. Buitenzorg 1896, Bd. 13, p. 271.

der Intercellularen erfolgt. Einen Schutz gegen das Erfrieren gewährt aber die Wärmeproduction nicht, da sie mit der Erniedrigung der Temperatur unter den Gefrierpunkt ganz oder doch so gut wie ganz ausfällt[1]). Die continuirliche Steigerung der Athmung und der Wärmeproduction mit der Erhöhung der Aussentemperatur ist aber geradezu unzweckmässig, weil auf diese Weise, beim Herannahen des Temperaturmaximums, die Herbeiführung einer schädigenden Temperatur durch die Eigenthätigkeit unterstützt wird (vgl. I, p. 572).

Bei gleicher Wärmeproduction stellt sich die stationäre Körpertemperatur natürlich um so höher, je mehr die Wärmeabgabe erschwert ist. In Folge der verringerten Oberfläche sind desshalb massige Organe im Vortheil, und ebenso muss das Zusammenhäufen von Pflanzentheilen, sowie die Umkleidung mit einem schlechten Wärmeleiter, eine Steigerung der Erwärmung zur Folge haben. In der That ist durch Zusammenhäufen allgemein eine erhebliche Erwärmung über die Lufttemperatur zu erhalten, selbst dann, wenn bei der isolirten Pflanze (im dampfgesättigten Raum) eine Eigenwärme kaum nachweisbar ist. Da bei einer angehäuften Masse die Temperatur von Aussen nach Innen zunimmt, so ist im allgemeinen auch eine gleichsinnige Steigerung der Athmungsthätigkeit und der Wärmeproduction zu erwarten.

Lässt sich aus der Veränderung der Körpertemperatur im allgemeinen ersehen, ob mehr oder weniger Wärme erzeugt wird, so ist doch die Kenntniss der producirten Wärmemenge nur durch directe (calorimetrische) Bestimmung zu gewinnen. Da uns aber in der Wärmeproduction nur die endliche Resultante entgegentritt (II, p. 829), so werden durch die quantitative Ermittelung dieser Summe nicht alle die Oxydationen, Spaltungen, Condensationen, Transformationen u. s. w. präcisirt, die sich im Athmungsprocess, in directer oder indirecter Verkettung mit diesem, oder (direct) unabhängig von der Athmung abspielen[2]). Eine einigermaassen exacte Ermittelung des Antheils, welcher den einzelnen Vorgängen und Factoren zufällt, ist bis dahin noch nicht gelungen. Es gilt dieses auch in Bezug auf den eigentlichen Athmungsprocess schon desshalb, weil wir selbst dann, wenn z. B. Stärke das hauptsächliche Verbrennungsmaterial ist, nicht wissen, in wie weit auch andere Stoffe der Oxydation anheimfallen, da ferner die Verbrennung nicht immer eine vollständige ist, vielmehr neben Kohlensäure und Wasser auch andere Stoffe entstehen, deren Quantität (oder auch Qualität) und Verbrennungswärme sich in der Regel nicht sicher ermitteln lassen (vgl. I, § 96). Desshalb lässt sich auch aus der Production von Kohlensäure und dem Consum von Sauerstoff, bezw. aus dem Vergleich beider, das Quantum chemischer Energie nicht bestimmen, das speciell im Athmungsprocess disponibel wurde. Auf eine solche Weise ist also eine sichere Unterlage nicht gewinnbar, auf Grund deren man unter Umständen bis

---

1) Wenn Seignette (Revue générale d. Botan. 1889, Bd. 1, p. 614) bei Knollen und Zwiebeln bei einer Bodentemperatur von — 6° C. einen höheren Temperaturüberschuss gegenüber dem Boden beobachtete, als bei + 3 und + 11° C., so wird dieses Resultat durch irgend welche anderweitige Verhältnisse (vgl. II, § 159) bedingt gewesen sein. [Vgl. H. Dixon, Transact. of the Irish Academy 1903, Bd. 32, Part. III, p. 145.]

2) Vgl. Pfeffer, Studien zur Energetik 1892, p. 189. An dieser Stelle finden sich auch einige Bemerkungen über die Wärmetönung bei Zerspaltungen etc. Näheres bei Ostwald, Lehrb. d. allgem. Chemie II. Aufl. 1893, Bd. II, 1 etc.

zu einem gewissen Grad beurtheilen könnte, in wie weit die disponibel werdende Energie in Wärme oder (direct oder indirect) in andere Energieformen transformirt bezw. zu Arbeitsleistungen benutzt wird[1]. Diese und andere Schwierigkeiten bleiben auch bestehen, wenn sich die producirte Wärmemenge mit grösserer Genauigkeit feststellen lässt, als es derzeit möglich ist.

Die Resultate der quantitativen Untersuchungen über die Wärmeproduction der Pflanzen stehen aber im Einklang mit dem, was auf Grund der anderweitigen Erfahrungen und Erwägungen erwartet werden muss. So fand Rodewald[2], dass bei dem reifen Apfel und bei Kohlrabiknollen, also bei ruhenden Organen, die empirisch ermittelte Wärmeproduction annähernd mit dem Wärmequantum übereinstimmt, das sich auf Grund der Kohlensäureproduction und des Sauerstoffconsums unter der Voraussetzung berechnen lässt, dass eine vollständige Verbrennung von Kohlenhydraten stattfindet. Die auf diese Weise calculirte Wärmemenge fällt dagegen nach Bonnier[3] für die sich entwickelnde Keimpflanze von Pisum geringer aus, als die empirisch gefundene. In späteren Entwickelungsphasen fand aber Bonnier eine Abnahme dieser Differenz, und zur Blüthezeit der Pflanze blieb die gemessene Wärmemenge hinter dem berechneten Werthe etwas zurück.

Es muss ferneren Untersuchungen überlassen bleiben, zu entscheiden, ob dieses Resultat, wie es Bonnier vermuthet, dadurch bedingt ist, dass sich während der Keimungszeit, neben der eigentlichen Athmung, in grösserem Umfang Spaltungsprocesse abspielen, die mit positiver Wärmetönung verknüpft sind, dass aber späterhin, und insbesondere bei der Speicherung von Reservestoffen, Condensationen mit Bindung von Wärme in den Vordergrund treten. Eine sichere Entscheidung ist auch nicht schlechthin aus der Thatsache ableitbar, dass während der Keimzeit der Quotient $\frac{CO_2}{O}$ kleiner als 1, späterhin aber ungefähr = 1 ist (vgl. I, p. 533). Aus den besagten Verhältnissen ist aber zu ersehen, dass die Differenzen zwischen der gefundenen und berechneten Wärmeproduction nicht durch die Arbeitsleistungen bei dem Wachsthum bedingt sind. Denn die empirische Wärmeproduction überwiegt gerade während der Keimung, also während sich die lebhafteste Wachsthumsthätigkeit abspielt. Uebrigens ist es bekannt, dass einem kleinen Wärmequantum eine sehr ansehnliche mechanische Leistung entspricht[4].

Im folgenden ist nach einem Versuche Bonnier's (l. c. p. 27), der mit Gerste bei 16 C. ausgeführt wurde, mitgetheilt in Calorien (Cal = Erwärmung von 1 Kilo Wasser von 0 auf 1 C.)[5] für 1 Kilo Pflanzensubstanz und 1 Stunde

---

1) Siehe Pfeffer, l. c. p. 188; dieses Buch, Bd. II, Kap. XVI.

2) Rodewald, Jahrb. f. wiss. Bot. 1888, Bd. 19, p. 291; 1887, Bd. 18, p. 342. — Ueber die Methodik siehe dieses Buch, Bd. II, p. 836.

3) G. Bonnier, Annal. d. scienc. naturell. 1893, 7. sér., Bd. 18, p. 1. Z. Th. auch schon Bullet. d. l. soc. botan. d. France 1880, Bd. 27, p. 141. — Ueber die Methode vgl. Bd. II, p. 836. — Ueber Gährungsprocesse siehe Bd. II, § 158.

4) Einer calorie (cal. = Erwärmung von 1 gr H_2O von 0 auf 1° C.) entspricht eine Arbeit von 42350 Grammcentimeter.

5) Die von Bonnier mitgetheilten Zahlenwerthe sind auf 1 Stunde und auf die

1) die empirisch gefundene Wärmemenge, 2) die nach der Kohlensäureproduction, 3) die nach dem Sauerstoffconsum unter der oben erwähnten Voraussetzung berechneten Wärmeentwickelungen. Bei Keimpflanzen, die eben die Wurzeln entwickelt hatten, und bei denen sich $\frac{CO_2}{O}$ zu 0,65 ergab, wurden 3,72 Cal. gefunden, während sich nach der Kohlensäureproduction 1,74 Cal., nach dem Sauerstoffconsum 2,7 Cal. berechneten. Für die aufgeblühte Aehre ergab sich $\frac{CO_2}{O} = 1{,}05$, die gefundene Wärme zu 0,24 Cal., die nach der Kohlensäurebildung, sowie die nach dem Sauerstoffconsum berechnete Wärme zu 0,3 Cal.

Diese Thatsachen stehen in Uebereinstimmung mit den Erfahrungen über Athmungsthätigkeit und Eigenwärme, die ebenfalls zeigen, dass beide während der Keimung die höchsten Werthe erreichen, um fernerhin erheblich abzunehmen. Da ein erwachsener Mensch pro 1 Kilo Körpergewicht in 1 Stunde etwa 1,4 Cal., ein junger Hund aber z. B. bis 6,4 Cal. erzeugt, so sieht man aus den mitgetheilten Werthen wiederum, dass die Wärmeproduction bei lebhaft athmenden vegetabilischen Organismen ebenso gross sein kann, wie bei animalischen Organismen (II, p. 829).

Ob bei den Pflanzen, analog wie bei den Thieren (bei denen allerdings die experimentelle Prüfung leichter ist), mit der Steigerung der äusseren Arbeitsleistung eine Zunahme oder eine Abnahme der Wärmeproduction verknüpft ist, wurde noch nicht untersucht. Da überhaupt durch die spärlichen quantitativen Untersuchungen über die Wärmeproduction der Pflanzen eine tiefere causale Einsicht nicht gewonnen ist, so erscheint ein näheres Eingehen auf diese Studien nicht geboten. Zur Illustration und zur weiteren Ausmalung des in diesem Paragraphen Gesagten müssen wir aber im Folgenden noch eine Reihe Erfahrungen über die Eigenwärme mittheilen, durch deren Verfolgung ebenfalls bis zu einem gewissen Grad eine qualitative Erkenntniss der maassgebenden Factoren möglich ist. Factisch ist auf solche Weise nicht nur die Existenz der Eigenwärme, sondern auch deren hauptsächliche Abhängigkeit von der Athmungsthätigkeit festgestellt, und umgekehrt kann z. B. nach einer Verwundung durch das leichter controlirbare Fortschreiten der Erwärmung der Verlauf der Athmung bei der Wundreaction verfolgt werden (II, § 157). Ueberhaupt wird, bei Constanz der wärmeableitenden Aussenbedingungen, durch eine jede Modification der Eigenwärme eine Veränderung der inneren Thätigkeiten angezeigt, und bei richtiger Versuchscombination wird es oft gelingen, zu ermitteln, ob das Resultat durch die Veränderung der wärmebildenden oder der wärmeverbrauchenden Processe verursacht ist. Auch ist allein durch die Controle der Eigenwärme gefunden worden, dass den Pflanzen die den homoiothermen Thieren zukommende Wärmeregulation abgeht, dass also die speciell auf diese Wärmeregulation bezüglichen Probleme in der Pflanzenphysiologie nicht in Frage kommen.

Methodisches. Die bedeutende Erwärmung des Blüthenstandes gewisser Aroideen (II, § 157) macht sich schon beim Anfühlen bemerklich und kann

---

im Text gekennzeichnete Cal. umgerechnet. — Beiläufig sei bemerkt, dass die Verbrennungswärme für 1 gr Kohlenhydrat ca. 3,6—4,1 Cal. beträgt, für 1 gr Fett ca. 9 Cal., für 1 gr Eiweiss ca. 5—6 Cal. Näheres bei Stohmann, Zeitschr. f. physikal. Chem. 1890, Bd. 6, p. 334; 1892; Bd. 10, p. 410 u. s. w.

durch Anlegen eines Thermometers mit kleinem Quecksilbergefäss direct nachgewiesen werden. Um die Wärmebildung durch Zusammenhäufen von Pflanzentheilen[1]) zu demonstriren, bringt man eine grössere Menge Keimlinge von Vicia sativa, Pisum, Raphanus etc. oder Blüthen von Rheum, Matricaria Chamomilla u. s. w. in einen nicht zu kleinen Trichter um das Quecksilbergefäss eines Thermometers. Füllt man die Objecte in das in Fig. 88 abgebildete Glasgefäss, so lässt sich beim Durchleiten von Wasserstoff zugleich zeigen, dass mit dem Verdrängen der Luft die Temperaturerhöhung auf ein Minimum zurückgeht[2]). Handelt es sich nur darum, die Erwärmung bei Luftzutritt darzuthun, so kann man das Rohr *c* offen lassen und das Gefäss, nach Entfernung des unteren

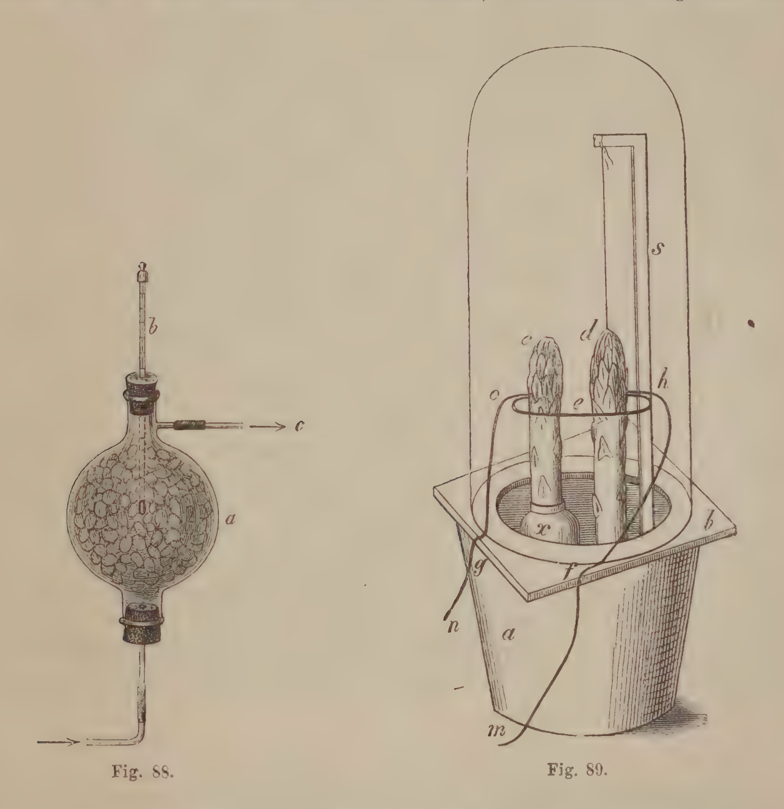


Fig. 88. Fig. 89.

Pfropfens, auf einen Glascylinder setzen, der etwas Natronlauge enthält, ein Verfahren, das man auch bei den Versuchen in einem Trichter anwendet. In letzterem Falle muss man zur Herabsetzung der Transpiration über das Ganze eine Glasglocke stülpen. Zum Vergleiche dient stets ein gleichartiges Gefäss, das in derselben Weise mit Objecten beschickt ist, die zuvor durch Erhitzen im Dampfstrom getödtet wurden.

Schon bei Verwendung von mässig grossen Gefässen ergeben Versuche mit

---

1) Das Zusammenhäufen wurde zum Nachweis der Wärmebildung angewandt von Göppert, Ueber Wärmeentwickelung in den lebenden Pflanzen 1832, p. 10.

2) Siehe Eriksson, Unters. a. d. Botan. Institut zu Tübingen 1881, Bd. 1, p. 105. Vgl. Bd. II, § 158.

den obengenannten und anderen lebhaft athmenden Objecten eine Temperaturerhöhung von einigen Graden. Bei Umhüllung mit Baumwolle u. s. w. oder bei Anhäufung einer grossen Menge wird die Temperatur häufig um 10 C. oder auch soweit gesteigert, dass die Pflanzen absterben. Falls sich dann Aspergillus fumigatus oder andere thermophile Mikroorganismen entwickeln, kann durch deren Thätigkeit die Temperatur bis zu 60 C. ansteigen [1]).

Zum Nachweis der geringen Erwärmung einzelner Sprosse u. s. w. wurde zuerst von Beek und Bergsma [2]), dann von Dutrochet [3]) und fernerhin von verschiedenen Forschern [4]) der thermoelektrische Strom verwandt. Wird z. B., wie es Dutrochet that, eine der beiden (gut lackirten) Spitzen, die durch das Zusammenlöthen des Kupferdrahtes (oder Neusilberdrahtes) *e* (Fig. 89) mit den Eisendrähten *m* und *n* entstanden sind, in den lebenden Spross *c*, die andere in den durch Hitze abgetödteten Spross *d* gesteckt (der an dem Träger *s* aufgehängt ist), und das Ganze mit einer Glocke bedeckt, so wird durch den Thermostrom die Temperaturdifferenz zwischen den beiden Sprossen angezeigt. Durch die Ablesung des Ausschlags an einem empfindlichen Spiegelgalvanometer lässt sich auf diese Weise ein Temperaturunterschied bis zu 1/500 C. ermitteln. Mit dieser Methode kann man natürlich auch an derselben Pflanze die Temperatur zweier benachbarter oder entfernter Punkte miteinander vergleichen.

Zur quantitativen Ermittelung der Wärmeproduction dienen die auch in der Physik üblichen Apparate, die insbesondere von Seite der Thierphysiologen den bestimmten Zwecken angepasst wurden [5]). Unter Verweisung auf die Handbücher der Physik und die thierphysiologischen Arbeiten sei nur bemerkt, dass Bonnier (vgl. II, p. 833) sowohl mit einem Wassercalorimeter, als auch mit einem sogenannten stationären Calorimeter arbeitete. Rodewald (II, p. 833) bestimmte dagegen mit Hilfe von eingesteckten Thermonadeln die stationäre Temperatur, auf welche sich das Versuchsobject unter constanten Aussenbedingungen einstellte, und berechnete daraus, unter Berücksichtigung der mitwirkenden Factoren, die in der Zeiteinheit erzeugte Wärmemenge.

Uebrigens wird auch durch die Differenz zwischen der Verbrennungswärme des Samens und der Keimpflanze annähernd das Wärmequantum angezeigt, das während der Zeit der Entwickelung entbunden wurde [6]). Dass die Menge des Wasserdampfs, der in dampfgesättigter Luft aus der Pflanze hervorgetrieben wird, kein exactes Maass für die producirte Wärmemenge abgiebt, wurde bereits in Bd. I, p. 228 erwähnt.

---

1) Cohn, Schlesische Gesellschaft für vaterländ. Cultur 1888, p. 150; Bericht. d. Botan. Gesellsch. 1893, Generalvers. p. (66). Vgl. Bd. II, p. 89.

2) Van Beek und Bergsma, Observat. thermo-electriques s. l'élévation d. l. température d. fleurs d. Colocasia 1838.

3) Dutrochet, Annal. d. scienc. naturell. 1839, II. sér., Bd. 12, p. 77; 1840, II. sér., Bd. 13, p. 5.

4) Rodewald, l. c. 1887, p. 276; 1888, p. 221; Seignette, Revue génerale d. Botanique 1889, Bd. 1, p. 574; Richards, Annals of Botany 1897, Bd. 11, p. 31. — Näheres über die Methodik ist in diesen Arbeiten zu finden, sowie z. B. bei Cyon, Methoden der physiologischen Experimente 1876, p. 484; Hermann, Handbuch d. Physiologie 1882, Bd. 4, Th. 2, p. 305 u. s. w. — Die bolometrische Methode wurde in der Pflanzenphysiologie noch nicht zu Temperaturbestimmungen angewandt.

5) Siehe z. B. Rubner, Die calorimetrische Methodik 1891; Traité de physique biologique, publié p. d'Arsonval etc. 1901, p. 804.

6) Vgl. Wilsing, Jahresb. d. Agrikulturchemie 1884, p. 118.

§ 157. Die Erwärmung der aeroben Pflanzen.

Besonders ansehnlich ist die Wärmeproduction bei den Blüthenkolben verschiedener Aroideen, an denen auch, und zwar bei Arum italicum, von Lamarck[1] die Selbsterwärmung pflanzlicher Objecte entdeckt wurde. Bei Arum italicum und maculatum wird sehr gewöhnlich eine Temperaturerhöhung von 6—10 C. abgelesen, wenn das Quecksilbergefäss des Thermometers der in freier Luft befindlichen Keule oberhalb der Blüthen angepresst wird. Bei Arum italicum wurde zuweilen sogar, im Vergleich zur umgebenden Luft, eine Temperaturerhöhung bis zu 17,6 C. beobachtet. Dieser Temperaturüberschuss stieg auf 27 C., als G. Kraus 5 Keulen um ein Thermometergefäss gruppierte, und erreichte sogar 35,9 C., als diese Keulen mit einem Tuch umgeben waren. In diesem Falle wurde demgemäss (bei einer Lufttemperatur von 15,4 C.) die Keule auf 51,3 C.[2]), also auf eine Temperatur gebracht, die voraussichtlich auf die Dauer nicht ertragen wird (II, § 63). Eine ähnliche Temperatursteigerung wurde schon vor langer Zeit von Huber[3]) bei Arum cordifolium (Colocasia odora) beobachtet. Anscheinend ist der Spadix (soweit er ansehnlich entwickelt ist) bei allen Aroideen zu einer mehr oder weniger bedeutenden Selbsterwärmung befähigt.

So weit bekannt, tritt diese ansehnliche Selbsterwärmung nur während der Zeit des Blühens ein. Bei Arum italicum und maculatum (vielleicht bei allen Aroideen) beginnt die Temperaturerhöhung erst mit dem Aufblühen und dem Oeffnen der Spatha, steigt dann 3—4 Stunden, hält sich 1—2 Stunden annähernd auf dem Maximalwerth, um dann abzunehmen und im Verlaufe einiger Stunden zu schwinden. Damit ist bei diesen Pflanzen die Erwärmungsperiode beendet, während bei anderen Aroideen und einigen anderen Pflanzen eine periodische Wiederholung der Erwärmung eintritt (II, p. 842). Die Selbsterwärmung kann übrigens bei Arum maculatum und italicum zu jeder Tageszeit eintreten, erreicht indess häufig zwischen 6—9 Uhr Abends ihr Maximum, weil das Oeffnen der Spatha zumeist

---

1) Lamarck, Flore française 1778, Bd. 3, p. 538. Vgl. G. Kraus, l. c. 1882, p. 40. — In der Folgezeit wurden dann Versuche mit verschiedenen Aroideen ausgeführt, u. a. von: Senebier, Physiolog. végétale 1800, Bd. 3, p. 314; Huber, Journal d. physique 1804, Bd. 59, p. 281; Göppert, Ueber Wärmeentwickelung i. d. lebenden Pflanzen 1832, p. 25; Vrolik u. de Vriese, Annal. d. scienc. naturell. 1836, II. sér., Bd. 5, p. 142; 1839, II. sér., Bd. 11, p. 77; van Beek u. Bergsma, Observations thermo-électriques sur l'élévation d. tempér. d. fleurs d. Colocasia odora 1838; M. Dutrochet, Annal. d. scienc. naturell. 1840, II. sér., Bd. 13, p. 65; Brogniart, Nouvell. Annales d. Musée d'histoire naturelle 1843, Bd. 3, p. 153; Garreau, Annal. d. scienc. naturell. 1851, III. sér., Bd. 16, p. 255; Romer, Mittheilg. d. naturwiss. Vereins von Neu-Vorpommern u. Rügen 1870, p. 51; Hoppe, Nova Acta d. Leopold. Carol. Akad. 1879—80, Bd. 41, p. 199; G. Kraus, Ueber die Blüthenwärme bei Arum italic. I, 1882; II, 1884 (Separat. a. Abhandl. d. naturf. Gesellsch. zu Halle Bd. 16); Annal. d. jardin. botan. d. Buitenzorg 1896, Bd. 13, p. 217; Passerini, Nuov. giornale botanic. italiano 1901, Bd. 8, p. 64.

2) G. Kraus, l. c. 1882, p. 12; 1884, p. 79.

3) Huber, l. c. Vgl. G. Kraus, l. c. 1882, p. 12.

in den späten Nachmittags- oder frühen Abendstunden beginnt. Die Erwärmung wird aber bei diesen Pflanzen hauptsächlich in der Keule ausgeführt, die sich z. B. in Versuchen Dutrochet's bis zu 8,2 C. über die Lufttemperatur erwärmte, während der Temperaturüberschuss in der Region der männlichen Blüthen nur auf 4,9 C., in der Region der weiblichen nur auf 1,4 C. stieg[1]). Jedoch mögen bei diesen oder anderen Aroideen gewisse Abweichungen vorkommen. Schon der Umstand, dass das Wärmemaximum in den verschiedenen Theilen nicht zu derselben Zeit eintritt, macht es verständlich, dass die Angaben der Forscher nicht immer übereinstimmen.

Ein Temperaturüberschuss bis 5 C., oder auch über 10 C., wurde ferner in freier Luft u. a. bei den Blüthenständen einiger Cycadeen[2]) und Palmen[3]), sowie in den Blüthen von Nelumbo nucifera[4]) und Victoria regia[5]) beobachtet. In letzterer erwärmen sich besonders die Staubgefässe, die vielfach eine höhere Temperatur anzunehmen scheinen, als die weiblichen Organe. Wenigstens fand Saussure[6]) in der männlichen Blüthe von Cucurbita einen Temperaturüberschuss von 4—5 C., in den weiblichen aber nur einen solchen von ca. 3 C. In den nicht massig entwickelten Blüthen und Blüthenständen ist übrigens die Temperaturerhöhung im allgemeinen gering, scheint jedoch öfters etwas ansehnlicher zu sein als bei Laubblättern. Es hängt dieses offenbar damit zusammen, dass die Blüthen vielfach verhältnissmässig stark athmen, und dass insbesondere zur Zeit des Aufblühens die Athmung und damit die Körpertemperatur häufig eine Steigerung erfahren[7]).

In den vegetativen Organen pflegt die Temperaturerhöhung sehr gering

---

1) Das Mitgetheilte ist in der Hauptsache den citirten Arbeiten von G. Kraus entnommen. Dass dieser keine Erwärmung der weiblichen Blüthen fand, ist verständlich, wenn man beachtet, dass von ihm die Temperatur durch Anlegen eines Thermometers, von Dutrochet aber mit Hilfe einer thermoelektrischen Nadel bestimmt wurde. Die Angabe einiger Forscher, dass auch bei Arum italicum die Erwärmung sich wiederholt, ist nach G. Kraus nicht zutreffend. — Wie aus der kritischen Beleuchtung bei G. Kraus (l. c. 1882, p. 18) hervorgeht, ist aus den vorliegenden Versuchen nicht sicher zu entnehmen, ob die centralen oder die peripheren Gewebe der Keule am reichlichsten Wärme produciren.

2) G. Kraus, l. c. 1896, p. 218, wo auch frühere Beobachtungen citirt sind.

3) G. Kraus, l. c. 1896, p. 251.

4) K. Miyake, Physiolog. observat. on Nelumbo nucifera 1898, p. 18 (Sep. a. Botanical Magazine Tokyo, Bd. 12).

5) Caspary, Flora 1856, p. 218; E. Knoch, Bibliothec. botanic. 1899, Heft 77, p. 44. — Von Bory d. St. Vincent (Journal d. physique 1804, p. 289) werden erhebliche Temperaturerhöhung (zum Theil nach dem Schmelzen von aufgetragener Kakaobutter) für die Blüthen von Pandanus utilis u. Cannaceen angegeben.

6) Saussure, Annal. d. chim. et d. phys. 1822, Bd. 21, p. 296. Die Temperatur dieser und verschiedener anderer Blüthen wurde mit einer Art Luftthermometer gemessen. — Einige Beobachtungen an Blüthen von Cactus und Pancratium bei C. H. Schulz, Die Natur d. lebendigen Pflanze 1828, p. 185.

7) Vgl. Bd. I, p. 529. Die Sexualorgane mögen aber in der Blüthenknospe etwas lebhafter athmen, da Dutrochet (l. c. 1840, p. 81) in den Blüthenknospen von Rosa, Papaver somniferum, Paeonia offic. einen Temperaturüberschuss (gegenüber der umgebenden, dampfgesättigten Luft) erst dann fand, wenn die thermoelektrische Nadel durch die Blüthenhülle bis in das Ovarium geführt war.

zu sein, so dass Dutrochet[1]), sogar an lebhaft arbeitenden Sprossen, im höchsten Falle (bei Euphorbia lathyris) einen Temperaturüberschuss von 0,34 C. beobachtete, als er, nach der II, p. 836 erwähnten, thermoelektrischen Methode, freistehende Sprosse (bei günstiger Aussentemperatur) in dampfgesättigter Luft untersuchte. In der Regel überstieg die Erwärmung nicht wesentlich 0,1 C. und fiel zum Theil erheblich geringer aus. Ja bei manchen Sprossen, Rhizomen, reifen Früchten etc.[2]) konnte ein Temperaturüberschuss nicht gemessen werden. Indess lässt das positive Resultat beim Zusammenhäufen grösserer Massen keinen Zweifel, dass bei allen lebensthätigen Pflanzen etwas Wärme entbunden wird (II, p. 832). Dass und warum aber die Temperatur bei den in Luft befindlichen Pflanzenorganen in Folge der Transpiration etwas unter der Lufttemperatur liegen kann, wurde schon (II, p. 829) erwähnt, und es sei nur noch mitgetheilt, dass Dutrochet (l. c.), bei Vergleich mit der umgebenden Luft, nicht selten eine Temperaturerniedrigung bis zu 0,5 C. beobachtete. Befand sich aber die vergleichende Löthstelle der Thermonadel (wie in Fig. 89 bei *h*) in einem abgetödteten Sprosse, so zeigte sich dieser etwas kühler, weil offenbar die Transpiration mit der Tödtung gesteigert wurde (I, p. 221).

Dass bei den Aeroben fast die gesammte Wärme durch die physiologische Verbrennung bei der Sauerstoffathmung geliefert wird, geht daraus hervor, dass, wie Vrolik und de Vriese[3]) und einige andere Autoren[4]) zeigten, der Temperaturüberschuss (auch die hohe Erwärmung des Kolbens der Aroideen und zusammengehäufter Pflanzenmassen) schwindet, wenn die Luft durch Stickstoff oder Wasserstoff verdrängt wird. Denn durch die intramoleculare Athmung der Aeroben wird so wenig Wärme frei, dass es schon besonderer Vorsichtsmaassregeln bedarf, um einen geringen Temperaturüberschuss nachzuweisen (vgl. II, § 158). Ferner wurde bereits von Saussure[5]) erkannt, dass der Blüthenstand der Aroideen zur Zeit der stärksten Erwärmung am reichlichsten Sauerstoff consumirt, und dass der Sauerstoffverbrauch in der sich nur wenig erwärmenden Spatha verhältnissmässig gering ist. Im allgemeinen deuten auch die anderweitigen Versuche von Saussure[6]), Dutrochet (l. c.), Wiesner[7]) etc. darauf hin, dass bei Stengeln, Keimpflanzen, Blüthen etc. die höchste

---

1) Dutrochet, Annal. d. scienc. naturell. 1840, II. sér., Bd. 13, p. 44. Bei Dutrochet und ferner bei Mac Nab (Bot. Ztg. 1873, p. 560) finden sich auch Beobachtungen an Agaricus, Boletus, Lycoperdon. — Vgl. auch diesen Bd. II, p. 829.

2) An Knollen wurde ein gewisser Temperaturüberschuss beobachtet von M. A. Seignette, Revue générale d. Botan. 1889, Bd. 1, p. 573. Vgl. übrigens diesen Bd. II, p. 832 Anm. [Dixon, Transact. of the Irish Academy 1903, Bd. 32, III, p. 145.]

3) Vrolik u. de Vriese, Annal. d. scienc. naturell. 1839, II. sér., Bd. 11, p. 79. — Ein Erlöschen der Eigenwärme nach dem Bestreichen des Blüthenstands von Colocasia odora mit Oel beobachtete bereits Huber, Journal d. physique 1804, Bd. 59, p. 284. Vgl. auch G. Kraus, l. c. 1884, p. 60.

4) J. Eriksson, Unters. a. d. Botan. Institut zu Tübingen 1881, Bd. 1, p. 105; G. Kraus, l. c. 1884, p. 61.

5) Saussure, Annal. d. chim. et d. phys. 1822, Bd. 21, p. 283. Auch Dutrochet (l. c. 1840, p. 6) sah die Erwärmung als eine nothwendige Folge der Athmung an. Siehe ferner Garreau, Annal. d. scienc. naturell. 1851, III. sér., Bd. 16, p. 250.

6) Saussure, Mémoires d. Génève 1833, Bd. 6, p. 251, 558.

7) Wiesner, Versuchsstationen 1872, Bd. 15, p. 155.

Erwärmung mit der stärksten Athmungsthätigkeit zusammenfällt. Ebenso zeigen die quantitativen Versuche Bonnier's [1]), dass in der Entwickelungsperiode der Keimpflanzen das Maximum des Sauerstoffconsums und der Wärmeproduction zusammenfallen. Eine völlige Uebereinstimmung mit der Athmungscurve (vgl. I, p. 519) ist indess nach den früheren Erörterungen (II, § 156) nicht einmal in Bezug auf die producirte Wärmemenge und noch weniger in Bezug auf den Temperaturüberschuss zu erwarten, der ja von sehr verschiedenen Factoren abhängig ist.

In der nachstehenden Tabelle ist ein Versuch Garreau's (l. c.) mit Arum italicum mitgetheilt, in dem gleichzeitig der Temperaturüberschuss der Keule und der Sauerstoffconsum bestimmt wurden. Durch den Tubulus der kleinen, graduirten Glocke (*a* in Fig. 90) war ein Thermometer *b* geführt, das der Keule des von der Spatha befreiten und in das Gefäss *c* eingesetzten Blüthenstands angelegt war. Keule und Thermometer waren in der aus der Figur ersichtlichen Weise von der Taffethülle *d* umschlossen. Zur Absorption der Kohlensäure war mit Kalilauge die Wandung der Glocke bestrichen, welche in die mit Wasser gefüllte Schale *e* eingestellt wurde. Aus dem Steigen des Wassers wurde der consumirte Sauerstoff berechnet (vgl. Bd. I, p. 528). In den 6 Beobachtungsstunden (Lufttemperatur 16 C.) wurden 470 ccm Sauerstoff verbraucht, während der Sauerstoffconsum in den folgenden 18 Stunden, in denen der Blüthenstand nur eine geringe Eigenwärme zeigte, nur 300 ccm betrug. Dass in Folge der überaus energischen Athmungsthätigkeit nach G. Kraus [2]) das Trockengewicht des Kolbens von Arum italicum in einigen Stunden um 75 Proc. abnimmt, wurde schon früher (I, p. 527) erwähnt.

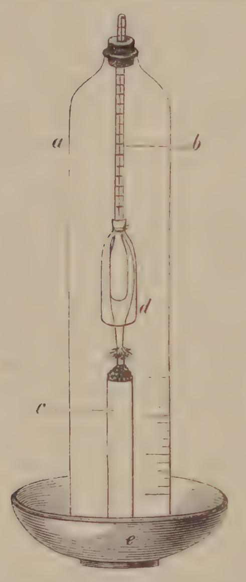


Fig. 90. (Nach Garreau.)

Beobachtungs-zeit	Temperatur-überschuss der Keule °C.	Mittlerer Temperaturüberschuss pro Stunde °C.	Verbrauchter Sauerstoff ccm	Volumen des Blüthenstandes = 1 gesetzt, sind folgende Multipla von Sauerstoff verbraucht ccm
4 Nachm.	2,5			
		3,5	45	10,0
5 »	4,5			
		6,1	70	15,5
6 »	7,7			
		8,6	95	21,1
7 »	9,5			
		10,5	140	31,1
8 »	11,5			
		10,0	85	18,9
9 »	8,5			
		5,7	35	7,7
10 »	3,0			

1) Bonnier, Annal. d. scienc. naturell. 1893, VII. sér., Bd. 18, p. 33. Vgl. Bd. II, p. 834.
2) G. Kraus, l. c. 1884, p. 9, 67; l. c. 1896, p. 271. Siehe auch E. Knoch, l. c. 1899, p. 52.

Bei solcher Abhängigkeit wird sich vermuthlich durch nähere Studien ergeben, dass jede autogene oder aitiogene Verschiebung der Athmungsthätigkeit im allgemeinen auch eine gleichsinnige Veränderung der Wärmeproduction mit sich bringt. So wurde in den mehr beiläufigen Beobachtungen[1]) bei Abnahme der Aussentemperatur eine Verminderung des Temperaturüberschusses und von Bonnier (l. c. p. 21) auch eine Verminderung der Wärmeproduction gefunden, die z. B. bei den Keimpflanzen von Triticum für 1 Kilo und 1 Stunde (vgl. II, p. 834) bei 15,8 C. = 2,1 Cal., bei 5,7 C. = 0,18 Cal. ergab. Liegen auch keine speciellen Untersuchungen über die Wärmeproduction bei Steigerung der Temperatur über das Wachsthumsoptimum vor, so weisen doch die Erfahrungen, dass sich die Blüthenstände der Aroideen und die zusammengehäuften Massen anderer Pflanzen bis zur Tödtungstemperatur erwärmen, darauf hin, dass die Wärmeproduction, ebenso wie die Athmung, mit der Temperatur ansteigt[2]).

Ferner liegen keine näheren Untersuchungen über die Beeinflussung der Wärmeproduction durch die Partiärpressung des Stauerstoffs vor. Wenn aber, wie Vrolik und de Vriese (l. c. p. 77) für den Spadix von Colocasia odora, J. Schmitz (l. c. p. 51) für die Knospen von Aesculus hippocastanum angeben, die Verdrängung der Luft durch reinen Sauerstoff eine Temperaturerhöhung des Versuchsobjectes verursacht, so ist anzunehmen, dass gleichzeitig eine Steigerung der Athmung eintritt (vgl. Bd. I, p. 547).

Es wurde bereits (I, p. 576) hervorgehoben, dass durch die Verwundung gleichzeitig die Athmungsthätigkeit und die Wärmeproduction gesteigert werden. Demgemäss lässt sich, wie Richards[3]) fand, nach der Verletzung eine Temperatursteigerung sowohl bei angehäuften Pflanzen, als auch (mittelst thermoelektrischer Messung) bei einem einzelnen Organe nachweisen. Mit Hilfe der thermoelektrischen Methode konnte Richards z. B. zeigen, dass sich die Temperatursteigerung, also auch die fieberhafte Erregung der Athmungsthätigkeit, bei der Kartoffelknolle nicht so weit ausbreitet, als bei der Küchenzwiebel. So war nach dem Zerschneiden der Kartoffel schon bei 20 mm Abstand von der Schnittfläche zu keiner Zeit eine Temperaturerhöhung zu erkennen, die in einem concreten Falle bei 15 mm Abstand auf 0,05 C. und dicht hinter der Schnittfläche auf 0,21 C. stieg. Bei der Zwiebel dagegen, bei welcher in einem Versuche die maximale Temperaturerhöhung dicht an der Schnittfläche

---

1) Siehe z. B. Saussure, l. c. 1833, p. 251; J. Schmitz, Ueber die Eigenwärme d. Pflanze 1870, p. 22. Weitere Belege in den auf Aroideen bezüglichen Temperaturmessungen von Hoppe (l. c.) und einigen anderen Forschern. — Ueber die Temperaturcurve der Athmung siehe Bd. I, p. 572.

2) Auf die Angabe von Saussure (l. c. 1822, p. 298), dass die Eigenwärme der Blüthe von Cucurbita schon über 15—20° C. sinke, und jene von Vrolik und de Vriese (l. c. 1836, p. 140, vgl. auch Caspary, Flora 1856, p. 219), dass die Eigenwärme im Spadix von Colocasia über 30° C. abnehme, ist kein Gewicht zu legen, da nicht einmal zu ersehen ist, ob etwa eine Steigerung der Transpiration compensirend eingriff. Auch ist nicht untersucht, ob unter den obwaltenden Versuchsbedingungen mit der Temperaturerhöhung vielleicht auch die Athmungsthätigkeit reducirt wurde.

3) H. M. Richards, Annals of Botany 1897, Bd. 11, p. 29. Eine vorläufige Mittheilung in Bericht. d. Sächsisch. Gesellsch. d. Wissenschaft 27. Juli 1896.

0,28 C. betrug, trat auch noch in einer Entfernung von 45 mm eine Temperatursteigerung von 0,17 C. ein[1]).

Bei den Anhäufungsversuchen ermittelte Richards die Temperaturerhöhung der Pflanzenmasse, welche sich vor dem Verletzen, und nachdem die einzelnen Objecte in einige Stücke zerschnitten waren, einstellte. Bei den thermoelektrischen Messungen (vgl. II, p. 836) wurde je eine Löthstelle in eine Kartoffel (oder Zwiebel etc.) eingestossen. Nachdem sich dann ergeben hatte, dass z. B. zwischen den beiden unverletzten Kartoffeln, nach Erreichung des Gleichgewichtszustandes, keine Temperaturdifferenz bestand, wurde die eine Kartoffel in der Nähe der Nadel oder an einer anderen Stelle durchschnitten. In einem concreten Falle (Lufttemperatur 24 C.) wurden dicht an der Schnittfläche folgende Temperaturerhebungen gegenüber der intacten Kartoffel beobachtet: Nach 2 Std. 0,09, nach $4^1/_2$ Std. 0,19, nach $8^1/_2$ Std. 0,31, nach $12^1/_2$ Std. 0,21, nach $40^1/_2$ Std. 0,02 C.; nach $3^3/_4$ Tag war die Temperaturdifferenz verschwunden. Die Curven für die Steigerung der Temperatur und der Athmung haben also, wie beim Vergleich mit den Bd. I, p. 576 angeführten Zahlen zu ersehen ist, einen ähnlichen Verlauf. Die Abgabe der producirten Wärme durch Strahlung, sowie insbesondere durch Leitung in dem Pflanzengewebe, machen es verständlich, dass die Steigerung der Athmung verhältnissmässig höher ausfällt, als die der Temperatur. Da die intacte Kartoffel ungefähr 0,16 C. wärmer war, als die umgebende Luft, so wurde in obigem Versuche immerhin nahezu die Verdoppelung dieses Temperaturüberschusses erreicht. Im grossen und ganzen dürfte aber die Wärmeproduction ungefähr in gleichem Grad wie die Athmung, also bei dem Zerschneiden einer Kartoffel in 4 Stücke ungefähr um das 10fache, erhöht werden. Diese Gesammtleistung fällt vornehmlich auf die der Wunde benachbarten Gewebe, in denen somit eine gewaltige Steigerung der Athmungsthätigkeit und der Wärmeproduction eintreten muss.

Aus dem Mitgetheilten ergiebt sich ohne weiteres, dass die Wärmeproduction der ganzen Pflanze und eines jeden Organes, in gleichem Sinne wie die Athmung und andere physiologische Vorgänge (bei Constanz der Aussenbedingungen) eine grosse Periode durchläuft (vgl. II, § 2, 57). In wie weit sich hierbei secundäre Maxima und kleinere Oscillationen einstellen, ist weder in Bezug auf die Athmungsthätigkeit, noch in Bezug auf die Wärmeentwickelung näher untersucht. Zu den periodischen Schwankungen gehören auch die täglichen Oscillationen des Temperaturüberschusses, die uns besonders auffällig bei den sich hoch erwärmenden Pflanzen entgegentreten. Jedoch finden sich solche Oscillationen nach Dutrochet (l. c. 1840, p. 41) auch in Sprossen, Früchten etc., bei deren geringer Erwärmung naturgemäss nur Schwankungen um kleine absolute Werthe möglich sind.

Die tägliche Periodicität der Erwärmung in dem Blüthenstand der Aroideen ergiebt sich aus den Untersuchungen von Vrolik und de Vriese (l. c.), van Beek und Bergsma, Dutrochet, Brogniart, Romer, Hoppe, sowie aus den Studien von G. Kraus (l. c. 1896)[2]), der ausserdem die tägliche Wärme-

---

1) Ueber die Ausbreitung der durch Verwundung veranlassten Plasmaströmung siehe Bd. II, p. 818.

2) Siehe die Citate II, p. 837 Anm. Ueber die Blüthe von Victoria regia vgl. Knoch, l. c. p. 44.

periode auch bei dem Blüthenstand von Cycadeen und Palmen verfolgte. Im allgemeinen lässt sich selbst bei denjenigen Beobachtungen, die im Freien, also bei Inconstanz der Aussenbedingungen, angestellt wurden, eine von den Temperaturschwankungen der Luft unabhängige, tägliche Periodicität der Erwärmung erkennen[1]), die aber auch da auftrat, wo für genügende Constanz der Temperatur etc. gesorgt war. Das war u. a. der Fall in den Versuchen, die van Beek und Bergsma bei ca. 17 C. mit einer im Zimmer befindlichen Pflanze von Colocasia odora (Arum cordifolium) anstellten. Aus den Resultaten der thermoelektrischen Temperaturbestimmungen (II, p. 836) theile ich hier nur einige Angaben mit, die sich auf die Keule in der Region der sterilen männlichen Blüthen beziehen, und bemerke, dass die gleichzeitigen Messungen in der Region der fertilen männlichen Blüthen ein im wesentlichen analoges Resultat ergaben. Für die besagte Zone wurde das Maximum der Erwärmung über die Lufttemperatur am ersten Beobachtungstage um 2 Uhr Nachm. = 10,6 C., am zweiten Tage um 5 Uhr Nachm. = 14,7 C., am dritten Tage um $2^1/_2$ Uhr Nachm. = 20,2 C., am vierten Tage um 2 Uhr Nachm. = 11,1 C. gefunden. Nach Ueberschreitung des Maximums fiel dann die Temperatur, ähnlich wie bei Arum italicum (II, p. 837), in einer Reihe von Stunden soweit, dass in der fraglichen Zone am Abend und am Morgen nur ein Temperaturüberschuss von 1,3 C. bis ca. 5 C. gemessen wurde. Weiterhin begann dann die Temperatursteigerung, durch welche in einigen Stunden wiederum das tägliche Maximum erreicht wurde.

Uebrigens stellt sich das Maximum sogar bei derselben Pflanzenart nicht immer zu derselben Zeit ein und erfährt nicht selten in den aufeinanderfolgenden Tagen eine nicht unerhebliche Verfrühung oder Verspätung (vgl. besonders G. Kraus l. c.). Aus den Beobachtungen an verschiedenen Arten ist aber zu ersehen, dass das Maximum zwar in der Regel in die Tageszeit fällt, aber sowohl in den Morgenstunden, als auch in den Mittag- und Abendstunden beobachtet wurde.

Da Arum maculatum und italicum sich nur einmal hoch erwärmen (II, p. 837), so wird bei ihnen natürlich keine so auffällige periodische Schwankung der Erwärmung beobachtet. Jedoch kommt nach Dutrochet[2]) dem Blüthenstand dieser Pflanzen vor und nach der hohen Temperatursteigerung, ebenso wie anderen Pflanzentheilen, eine tägliche Erwärmungsperiodicität zu. Diese bewegt sich indess in engen Grenzen, da Dutrochet bei den thermoelektrischen Messungen von Sprossen, Früchten etc. zumeist nur eine Temperaturerhöhung beobachtete, die geringer ausfiel als bei den Sprossen von Euphorbia lathyris, d. h. im Maximum weniger als 0,34 C. betrug (II, p. 839)[3]). Uebrigens trat bei den benutzten Objecten, die sich während der Versuchszeit im dampfgesättigten Raum befanden, die maximale Erwärmung am Tage zwischen 10 Uhr Morgens und 3 Uhr Nachmittags ein und fiel dann so ab, dass am Abend und

---

1) Die Unregelmässigkeiten im Temperaturgang der Keule, die Hoppe (l. c. p. 239) bei Schwankungen der Lufttemperatur beobachtete, sind leicht zu verstehen, selbst wenn, was auch möglich wäre, ein plötzlicher Temperaturwechsel keine transitorische Reizwirkung ausübte. Uebrigens scheint die Keule von Arum gegen manche Eingriffe recht empfindlich zu sein, da nach G. Kraus (l. c. 1884, p. 52) schon durch eine Berührung der Stärkeverbrauch local herabgedrückt wird.

2) Dutrochet, l. c. 1840, p. 66. — Diese kleineren Oscillationen konnten naturgemäss von G. Kraus (l. c. 1884, p. 81; 1882, p. 1) bei seinen thermometrischen Messungen nicht beobachtet werden.

3) Auf eine tägliche Wärmeperiodicität weisen auch die Beobachtungen von J. Schmitz (Ueber die Eigenwärme der Pflanze 1870, p. 20) an den Knospen von Aesculus hippocastanum hin.

am frühen Morgen vielfach keine Temperaturdifferenz zwischen dem Objecte und der umgebenden Luft beobachtet wurde.

Sofern, wie Dutrochet (l. c.) angiebt, die tägliche Erwärmungsperiodicität der Sprosse etc. im Dunkeln einige Tage mit nachlassender Amplitude fortgesetzt und durch die Wiederkehr des täglichen Beleuchtungswechsels (bei ausserdem constanten Bedingungen) von neuem hervorgerufen wird, so dürfte es sich, wie bei der sich analog verhaltenden Tagesperiode der Wachsthums- und Bewegungsvorgänge u. s. w., um die Nachwirkung eines durch den Beleuchtungswechsel inducirten Vorgangs handeln (II, § 58, 98). Ob indess die periodischen Schwankungen bei den sich hoch erwärmenden Aroideen etc. ebenfalls durch den Beleuchtungswechsel verursacht werden oder auf andere Weise zu Stande kommen, ist noch nicht untersucht. Aber auch in Bezug auf andere Objecte muss die Causalität und der Zusammenhang der besprochenen Periodicität durch fernere Studien aufgeklärt werden. So ist noch nicht ermittelt, ob die Temperatursteigerung durch die Erhöhung der Athmungsthätigkeit oder durch die Reduction des Wärmeverlustes verursacht wird. Wenn factisch bei den bisherigen Untersuchungen keine ausgesprochene Tagesperiode der Athmungsthätigkeit erkannt wurde[1], so ist doch wohl zu erwarten, dass die sehr ansehnliche periodische Temperaturerhöhung der Aroideen durch eine Steigerung der Athmungsthätigkeit erzielt wird. Uebrigens ist die sich täglich wiederholende Ansäuerung der Fettpflanzen mit einer periodischen Veränderung der Athmungsprocesse verknüpft (I, p. 532, 310).

Da die Tagesperiode der Erwärmung auch bei den sehr chlorophyllarmen Blüthenachsen der Aroideen, und, wie es scheint, auch bei den Hutpilzen gefunden wird, so kann sie nicht von dem rhythmischen Wechsel der Kohlensäureassimilation abhängen. Ferner kann diese Erwärmungsperiodicität nicht, oder doch nicht allgemein, durch eine Veränderung des Energieverbrauchs bei Zunahme und Abnahme der Wachsthumsthätigkeit bedingt sein. Denn wenn zumeist die Zuwachsbewegung am Tage, also dann, wenn die Körpertemperatur steigt, retardirt wird (I, § 58), so vollzieht sich doch die hohe Erwärmung bei den Aroideen in Organen, die nahezu ausgewachsen sind[2], und nach Dutrochet (l. c.) kommt auch dem ausgewachsenen Cactusstengel eine tägliche Erwärmungsperiodicität zu. Die ansehnlicheren Temperaturerhöhungen kommen aber sicher nicht durch Absorption von Lichtstrahlen zu Stande. Sofern indess durch Beleuchtung die Transpiration vermehrt wird (I, p. 228), tritt ein Wärmeverbrauch ein, der also der Erwärmung am Tage gerade entgegenarbeitet. Uebrigens wird auch bei dem Menschen eine periodische Aenderung der Körpertemperatur beobachtet, die zur Zeit des Maximums, gegen Abend, im Durchschnitt etwa 1,2 C. höher zu stehen kommt, als am Morgen.

§ 158. Wärmebildung bei anaerober Thätigkeit.

Voraussichtlich wird auch in dem Betriebsstoffwechsel der Anaeroben immer eine positive Wärmetönung gewonnen. Thatsächlich ist bekannt, dass sich bei der Alkoholgährung (vgl. I, p. 565) (auch wenn sie ohne Zutritt von freiem

---

1) Dieses Buch, Bd. I, p. 573 und Kolkwitz, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 33, p. 128.

2) G. Kraus, l. c. 1884, p. 17. Was hier für Arum italicum und maculatum mitgetheilt ist, dürfte in der Hauptsache auch für die sich wiederholt erwärmenden, anderen Aroideen gelten.

Sauerstoff verläuft) die Flüssigkeit erheblich erwärmt. Ausserdem liegen keine eingehenden empirischen Untersuchungen über die Wärmebildung der mit oder ohne Gährung verlaufenden anaeroben Stoffwechselthätigkeiten vor[1]. Wenn man nun auch z. B. aus der Erwärmung des Mistes auf eine Wärmeproduction bei diesen Gährungsprocessen schliessen kann, die offenbar auch bei völligem Abschluss von freiem Sauerstoff eintritt, so ist man desshalb doch nicht berechtigt, generell zu fordern, dass bei der Realisirung eines zureichenden anaeroben Stoffwechsels unter allen Umständen Wärme frei werden muss. Denn es erscheint zwar nicht wahrscheinlich, aber doch nicht unmöglich, dass ein anaerober Stoffwechsel derart verläuft, dass aus der Summe der in ihm betheiligten Einzelprocesse eine negative Wärmetönung resultirt, dass also durch diese Eigenthätigkeit des Organismus fortwährend eine geringe Abkühlung unter die Temperatur der Umgebung bewirkt wird[2]. Auch ist früher (I, p. 538, 580) schon darauf hingewiesen, dass möglicherweise gerade gewisse (gährungsthätige oder nicht gährungsthätige) Anaeroben besonders ökonomisch arbeiten.

Eine bestimmte Schlussfolgerung lässt sich auch nicht aus dem Verhalten der obligaten Aeroben ableiten, bei denen nach der Entziehung des Sauerstoffs der Stoffumsatz in der intramolecularen Athmung nicht für die volle Erhaltung des vitalen Getriebes genügt (I, § 99, 102). Jedoch wird durch die intramoleculare Athmung eine gewisse Wärmemenge producirt, die freilich nur ausreicht, um (im Vergleich zu todten Objecten) eine Temperaturerhöhung von 0,1—0,3 C. in einer angehäuften Pflanzenmasse zu erzielen, in der sich bei Luftzufuhr eine Selbsterwärmung von 5—16 C. einstellen würde.

Ein derartiges Resultat erhielt Eriksson[3] mit Keimpflanzen und Blüthen, auch mit dem Spadix von Arum maculatum, als er diese Objecte in den Fig. 88, p. 835 abgebildeten Apparat brachte und die Luft durch Wasserstoff verdrängte. Unter den angewandten Vorsichtsmaassregeln ist ausgeschlossen, dass die geringe Erwärmung durch das Zurückbleiben oder das Hinzutreten von geringen Sauerstoffmengen bedingt ist. Da ferner derselbe Temperaturüberschuss auch dann gefunden wird, wenn gut gewaschenes Material verwandt und durch entsprechende Temperirung dafür gesorgt wird, dass sich der stationäre Zustand schnell einstellt, so kann die Temperaturerhöhung nicht durch die Thätigkeit von anhängenden Mikroorganismen[4] hervorgerufen werden und muss demgemäss durch die intramoleculare Athmung der Keimpflanzen etc. erzeugt werden.

Die ansehnliche Wärmeproduction bei der Alkoholgährung (I, p. 565), die eine Erwärmung der Flüssigkeit bis um mehr als 10° C. verursachen kann[5],

---

1) Vgl. über Anaerobiose Bd. I, § 97, 98. — Von einer geringen Erwärmung bei der Sumpfgasgährung spricht z. B. Popoff, s. Botan. Jahrb. 1875, p. 286. [Rubner, Hygienische Rundschau 1903, Bd. 13, p. 753.]

2) Vgl. Pfeffer, Studien zur Energetik 1892, p. 189 und dieses Buch, Bd. II, p. 831 u. Kap. XVI.

3) J. Eriksson, Unters. a. d. Botan. Institut z. Tübingen 1881, Bd. 1, p. 105.

4) Die von Pasteur (Compt. rend. 1872, Bd. 75, p. 1056, Étude s. l. bière 1876, p. 261) beobachtete, erhebliche Erwärmung von Früchten und fleischigen Wurzeln im sauerstofffreien Raum mag durch anaerobe Mikroorganismen hervorgerufen worden sein.

5) Thatsachen z. B. bei Dubrunfaut, Journal f. pract. Chemie 1856, Bd. 69, p. 444; Fitz, Bericht. d. chem. Gesellsch. 1873, p. 57; Brefeld, Landwirth. Jahrb. 1876, Bd. 5,

ist ja ebenfalls eine physiologische Zerspaltung, die sich ohne Mithilfe des freien Sauerstoffs abspielt. In der That werden bei der glatten Zerspaltung von 1 Grammmolecül (= 180 gr) Dextrose in Alkohol und Kohlensäure 33 Cal., also eine Wärmequantität gebildet, durch die (ohne Wärmeabgabe) ein Liter Wasser um ca. 33 C. erwärmt wird[1]. Dieser Werth ist allerdings 22—30 mal geringer, als die Wärmeproduction bei der vollständigen Verbrennung eines Grammmol. Dextrose, die 673,7 Cal. beträgt. Da sich bei der Gährung (ohne Zutritt von Sauerstoff) auch andere Processe abspielen (vgl. I, p. 565), so wird die real entwickelte Wärme nicht genau mit derjenigen übereinstimmen, die sich unter der Voraussetzung berechnet, dass die gesammte Zuckermenge glatt in Alkohol und Kohlensäure zerfällt. Wenn indess Bouffard (l. c.) bei der Vergährung von 180 gr Dextrose, anstatt der berechneten 32,07 Cal., empirisch nur eine Wärmebildung von 23,3 Cal. ermittelte, so muss dahin gestellt bleiben, ob die ansehnliche Differenz nicht durch irgend welche Bestimmungs- oder Calculationsfehler bedingt ist.

Auch bei der intramolecularen Athmung der Aeroben spielen sich Zerspaltungen ab, bei denen Alkohol und Kohlensäure gebildet werden (I, § 99). Da aber gleichzeitig andere Umsetzungen vor sich gehen, so lässt sich die reale Wärmebildung natürlich nicht aus der gebildeten Menge von Alkohol und Kohlensäure berechnen. Möglich aber, dass fernerhin die quantitative Kenntniss der Wärmetönung ein Hilfsmittel bietet, um, in Verbindung mit anderen Erfahrungen, nach gewissen Seiten einen Einblick in die Umsetzungen zu gewinnen, die bei der intramolecularen Athmungsthätigkeit vor sich gehen. Die bedeutend grössere Wärmeproduction bei der totalen Verbrennung macht es aber begreiflich, dass die Selbsterwärmung der Aeroben selbst dann auf ein Minimum sinkt, wenn in der intramolecularen Athmung ein ansehnliches, vielleicht sogar ein gleiches Quantum Kohlensäure gebildet wird, wie in der normalen Athmung.

Da bei der Zerspaltung von 1 Moleculargewicht Dextrose in 2 Molgew. Milchsäure 14,7 Cal., bei der Zerspaltung von 1 Molgew. Dextrose in 1 Molgew. Buttersäure und 2 Molgew. Wasserstoff 10,9 Cal. frei werden[2]), so ist auch bei diesen Zerspaltungen in der Milchsäure- bezw. in der Buttersäuregährung eine Wärmeentwickelung zu erwarten. Die wirkliche Wärmetönung wird freilich schon bei der glatten Zerspaltung hinter den soeben angegebenen Zahlenwerthen zurückbleiben, die nur auf Grund der Verbrennungswärme, also unter Vernachlässigung von Lösungswärme u. s. w., berechnet sind. Ausserdem werden auch bei diesen Gährungen, neben den besagten Zerspaltungen, anderweitige Umsetzungen ausgeführt, durch welche die reale Wärmetönung in unbekannter Weise im positiven oder negativen Sinne beeinflusst wird.

Ueberhaupt sind viele der physiologisch wichtigen chemischen Zerspaltungen

---

p. 300; Eriksson, l. c.; Nägeli, Theorie d. Gährung 1879, p. 58; Bouffard, Compt. rend. 1895, Bd. 121, p. 136.

1) Vgl. Bouffard, l. c.; E. Duclaux, Traité de Microbiologie 1898, Bd. 2, p. 77. 739. Obiger Werth, der sich unter Berücksichtigung von Lösungswärme etc. berechnet, wird auf 22,3 Cal. reducirt, wenn man die Differenz zwischen der Verbrennungswärme von Dextrose (1 Molgew. = 673,7 Cal.) und Alkohol (2 Molgew. = 651,4 Cal.) in das Auge fasst. In Bezug auf diese 22,3 Cal. liefert also die totale Verbrennung der Dextrose ca. 30 mal, in Bezug auf den Werth von 33 Cal. ca. 21 mal mehr Wärme.

2) Vgl. R. O. Herzog, Zeitschr. f. physiolog. Chemie 1903, Bd. 37, p. 383, sowie die über Verbrennungswärmen und Wärmetönung handelnden Abschnitte in den Handbüchern über physikalische Chemie.

nur mit einer geringen positiven oder negativen Wärmetönung verknüpft[1]), und, wie schon (II, p. 845) bemerkt wurde, ist es nicht unmöglich, dass es Pflanzen giebt, bei denen sogar der eigentliche Betriebsstoffwechsel eine negative Wärmetönung liefert.

§ 159. Die Temperatur des Pflanzenkörpers unter normalen Bedingungen.

Wie wir hörten, wird die Temperatur des Pflanzenkörpers in der Hauptsache durch die Aussenbedingungen bestimmt, unter denen, neben der Temperatur der Umgebung, die Insolation als erwärmender Factor, die Transpiration, sowie der Wärmeverlust durch Leitung und Strahlung als abkühlende Factoren eine hervorragende Rolle spielen. Diese und andere Factoren wirken aber nicht in derselben Weise auf die verschiedenen Theile einer Pflanze. So wird in der Regel die Wurzel eine andere Temperatur als der Stamm, ein besonnter Ast eine andere Temperatur als ein beschatteter besitzen. Hierdurch wird wiederum bewirkt, dass zwischen den ungleich temperirten Theilen ein Wärmeaustausch durch Leitung und durch die interne Wasserbewegung eintritt, durch den der Temperaturzustand eines Körpertheils etwas und zuweilen in erheblichem Grade beeinflusst wird.

Während ein Pilzfaden und auch ein dünner Spross schnell die Temperatur des umgebenden Mediums annimmt, können Stunden vergehen, bevor das Innere einer dicken Knolle oder eines mächtigen Baumstammes denjenigen Gleichgewichtszustand erreicht, der den veränderten (constanten) Temperaturverhältnissen der Umgebung entspricht. Diese sind aber dauernden Schwankungen unterworfen, und ferner kann, z. B. durch locale Insolation oder durch Hervortreten aus dem Wasser, erzielt werden, dass sogar benachbarte Stellen desselben Organes recht verschieden temperirt sind. Das Gedeihen der Pflanzen zeigt aber, dass solche Differenzen, überhaupt weitgehende allgemeine und locale Temperaturunterschiede und Temperaturschwankungen ertragen werden. Jedoch hat auch die Widerstands- und Accommodationsfähigkeit der Pflanze Grenzen, und es ist schon erwähnt worden (II, p. 304), dass eine Pflanze schliesslich in Folge der Störung des harmonischen Zusammenwirkens eingehen muss, wenn der Boden dauernd so kalt ist, dass den in warmer Luft befindlichen, oberirdischen Organen nicht genügend Wasser geliefert werden kann.

Auch bei der Beurtheilung des rein physikalischen Einflusses der Aussenbedingungen muss den jeweiligen (veränderlichen) Eigenschaften der Pflanze Rechnung getragen werden, durch die u. a. verursacht wird, dass bei Constanz der Aussenverhältnisse die Transpiration und damit die abkühlende Wirkung dieser modificirt wird (vgl. I, § 38). Uebrigens ist in Bd. II, § 156, 157 dargethan, in welchem Sinne und bis zu welchem Grade die Temperatur des Pflan-

1) Vgl. Pfeffer, Studien zur Energetik 1892, p. 189, wo zugleich betont ist, dass durchaus nicht alle enzymatischen Spaltungen mit negativer Wärmetönung verlaufen müssen, wie unter andern Nägeli wollte, der darin einen Unterschied von den mit positiver Wärmetönung verlaufenden Gährungen zu finden glaubte. Siehe ferner Herzog, l. c. u. s. w.

zenkörpers durch eine kräftige Transpiration herabgedrückt werden kann. Auch der Verbrauch und die Ausgabe von Kohlensäure und Sauerstoff, wie überhaupt der Gasaustausch, werden einen gewissen, wenn auch untergeordneten Einfluss auf den Temperaturzustand des Pflanzenkörpers ausüben.

Durch die directe Besonnung werden insbesondere massige Pflanzentheile häufig höher erwärmt, als die blanke Kugel des Thermometers. So stieg u. a. in Versuchen Askenasy's[1]) das zwischen die Rosettenblätter von Sempervivum alpinum geführte Thermometer bis 52 C. (Schattentemperatur 28,1 C.), während das den (dünneren) Blättern von Gentiana cruciata angepresste Thermometer nur 35 C. anzeigte, eine Temperatur, die auch an dem Thermometer abgelesen wurde, das zwischen die dicht stehenden Blätter von Aubrietia deltoidea geführt war. Die sog. Fettpflanzen können also durch die Insolation bis nahe an die Tödtungstemperatur erwärmt werden, die vielleicht erreicht würde, wenn nicht zugleich die mit der Insolation steigende Transpiration abkühlend wirkte. Wie die Transpiration wird auch die Abgabe der Wärme durch Strahlung durch die verhältnissmässig grössere Oberfläche der dünneren Blätter etc. begünstigt, die sich demgemäss bei gleicher Insolation weniger erwärmen.

Ausserdem kommen für die Erwärmung durch Insolation Färbung, Behaarung, Stellung der Blätter u. s. w. in Betracht. Dass die Färbung, in Folge der vermehrten Extinction der Sonnenstrahlen, die Erwärmung fördern muss, ist selbstverständlich, und es wurde bereits darauf hingewiesen, dass in den grün und anders gefärbten Blättern unter Umständen 50—90 Proc. der zugestrahlten Sonnenenergie absorbirt, d. h. in Wärmebewegung umgesetzt werden[2]). Auch ist bereits (II, p. 181, 695) auf die Stellungsänderung der Blätter als Schutzmittel gegen die zu starke Wirkung der Insolation hingewiesen. Es bedarf auch keiner besonderen Auseinandersetzung, dass und warum ein Haarkleid die Erwärmung durch Insolation verringert. Ferner mögen die Dämpfe von ätherischen Oelen einen gewissen Schutz gegen die Insolation gewähren, der aber nicht hoch anzuschlagen sein dürfte. Denn selbst bei denjenigen Pflanzen, die reichlichst ätherisches Oel produciren, wird offenbar die umgebende Luft nicht in dem Maasse und nicht auf eine solche Distanz mit den Dämpfen dieser Stoffe bereichert, dass die allerdings ansehnliche Extinctionswirkung der Oeldämpfe in erheblichem Grade die Erwärmung durch Insolation herabsetzen könnte[3]).

Sehr schlechte Wärmeleiter sind trockener Kork und Borke. Indess vermag eine dünne Korkschicht nicht eine hohe Erwärmung im Inneren eines

1) Askenasy, Bot. Ztg. 1875, p. 441. Weitere Beispiele unter anderm bei Haberlandt, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1892, Bd. 101, Abth. 1, p. 787; Passerini, Nuov. giornal. botan. italiano 1901, Bd. 8, p. 69. In Versuchen Rameaux's (Annal. d. scienc. naturell. 1843, II. sér., Bd. 19, p. 21) zeigte das mit der Kugel in einem besonnten, dünnen Ast steckende Thermometer 33° C., während es sich bei directer Insolation des Quecksilbergefässes auf 24° C. einstellte. Becquerel (Compt. rend. 1858, Bd. 47, p. 717) fand im Innern eines dicken, besonnten Pflaumenbaumes eine Temperatur von 37° C. — Weitere Beispiele in der fernerhin citirten Literatur. Aeltere Lit. bei Göppert, Die Wärmeentwickelung i. d. Pflanze 1830.

2) Vgl. Bd. I, p. 329 und die Bd. I, p. 495 Anm. citirte Literatur.

3) C. Detto, Flora 1903, p. 161; Volkens, Sitzungsb. d. Berlin. Akad. 1886, p. 78.

dünnen Zweiges zu verhindern. Auch in einem von ansehnlicher Borke umgebenen Stamme kann die Temperatur bei langer Insolation bis über 40 C. steigen. Dabei kann der Stamm an der besonnten Seite bis zu 20 C. wärmer werden, als an der Schattenseite[1]).

Aus rein physikalischen Gründen wird bei jeder Pflanze mit dem Wechsel der Aussenbedingungen die Ausgabe von Wärme und damit die Ausgleichung des Temperaturüberschusses modificirt. Es bedarf aber keiner besonderen Erklärung, warum die Berührung mit Wasser stärker abkühlend wirkt, als die Berührung mit Luft, und warum die Luftbewegung (abgesehen von der Steigerung der Transpiration) die Wärmeabgabe befördert. Ebenso beruht es auf rein physikalischen Verhältnissen, dass sich auch die Pflanzen in klaren Nächten stärker abkühlen, weil sie dann ungehindert gegen den kalten Weltenraum ausstrahlen, während durch eine Wolkenschicht, analog wie durch ein ausgespanntes Tuch, der Wärmeverlust durch Strahlung herabgesetzt wird. In der That werden in der eine grosse Oberfläche bietenden Pflanzenmasse eines Rasens, gegenüber dem in der Luft hängenden Thermometer, Temperaturerniedrigungen bis zu 6 und 8 C. gefunden[2]), und es wurde schon mitgetheilt (II, p. 304), dass desshalb Pflanzen erfrieren können, obgleich das freie Thermometer nicht unter den Nullpunkt sinkt. Diese Abkühlung hat andererseits die ökologisch wichtige Thaubildung zur Folge, die der zu weit gehenden Abkühlung entgegengearbeitet, da durch die Condensation des Wasserdampfes eine erhebliche Wärmemenge frei wird[3]).

Ferner spielt bei der Temperirung der Pflanze die Schnelligkeit eine Rolle, mit der die Ausgleichung einer Temperaturdifferenz erfolgt, welche einmal durch Leitung und ausserdem durch die Wasserbewegung vermittelt wird. Durch die normale Wasserbewegung in der transpirirenden Pflanze (I, Kap. VI) wird also das Innere des Stammes abgekühlt, wenn das aus den Wurzeln kommende Wasser kühler ist. Demgemäss fand Rameaux[4]) bei einem transpirirenden Baum das Innere des insolirten Stammes um 10 C. kühler, als das Innere eines Stammes, dessen Aeste todt waren. Bei beiden Pflanzen stellte sich aber allmählich eine fast übereinstimmende Temperatur ein, nachdem die Aeste des belaubten Baumes abgeschnitten worden waren.

---

1) Vgl. z. B. Ihne, Botan. Centralbl. 1883, Bd. 15, p. 231; Müller-Thurgau, Landwirth. Jahrbüch. 1886, Bd. 15, p. 531; R. Hartig, Forstl. naturwiss. Zeitschrift 1892, Heft 3, 10, 12; Prinz, Botan. Jahresber. 1894, I, p. 226; Büsgen, Bau und Leben d. Waldbäume 1897.

2) Boussingault, Die Landwirthschaft, übers. von Graeger 1851, II. Aufl., p. 401; Agronom., Chim. agricole et Physiol. 1861, Bd. 2, p. 380; Tyndall, Fragmente a. d. Naturwissensch. übers. von H. Helmholtz 1874, p. 232; Müller-Thurgau, l. c. 1886, p. 557; Th. Hormén, Bot. Ztg. 1894, p. 277.

3) Siehe ausser den in der vorigen Anmerkung citirten Schriften z. B. Jamin, Naturforscher 1879, p. 140; Wollny, Forschung. a. d. Gebiete d. Agriculturphysik 1892, Bd. 15.

4) Rameaux, l. c. p. 23. Dahin gehört auch die Beobachtung Th. Hartig's (Botan. Jahresb. 1874, p. 760), dass mit der Entfaltung der Knospen die Temperatur im Inneren des Stammes sinkt.

Abgesehen von diesem Transpirationsstrom, wird die Ausgleichung der Temperatur durch Leitung vermittelt, die, in analoger Weise wie der Stofftransport (I, p. 602), durch die Massenbewegung (Mischungsthätigkeit) im Inneren der saftführenden Zellen gefördert wird. Ausserdem kommt die Fortleitung der Wärme in den Zellwandungen in Betracht, die in der lebensthätigen Pflanze (ausgenommen etwa die trockenen Kork- und Borkeschichten) mit Wasser imbibirt sind. Schon die Längsstreckung der Elementarorgane macht es verständlich, dass die Wärme im feuchten (aber auch im trockenen) Holze (ohne die Mitwirkung des Transpirationsstromes) schneller in longitudinaler, als in transversaler Richtung fortgeleitet wird[1]. Desshalb wird im allgemeinen im Winter, während der Transpirationsstrom unterdrückt ist, das Innere des Stammes nicht ganz so tief abgekühlt werden, als die umgebende Luft, weil von den im relativ wärmeren Boden befindlichen Wurzeln aus Wärme zugeleitet wird. Da aber auch das feuchte Holz nur mässig schnell die Wärme leitet, so nimmt dieser erwärmende Einfluss im Stamme mit der Entfernung vom Boden schnell ab und kommt für die dünneren Aeste praktisch nicht in Betracht. Eine Folge dieser mässigen Wärmeleitung ist es auch, dass in einem Versuche Hartig's[2] die maximale Temperaturerhöhung, welche die Insolation am Tage in den peripheren Schichten eines Eichenstammes hervorrief, im Grunde eines 4 cm tiefen Bohrloches erst gegen 6 Uhr Abends, im Grunde eines 20 cm tiefen Bohrloches erst gegen Mitternacht eintrat.

Obgleich die Temperaturverhältnisse des Pflanzenkörpers von entscheidender Bedeutung für die Lebensthätigkeit und die Existenz der Pflanzen sind (II, § 22, 65—68), so kann es doch nicht unsere Aufgabe sein, im Einzelnen die Factoren und Combinationen zu beleuchten, durch die es bewirkt wird, dass die Temperatur des Pflanzenkörpers oder einzelner Theile desselben bis zu einem gewissen Grad von der Temperatur der unmittelbaren Umgebung abweicht. Es ist übrigens bekannt und schon betont, dass besonders die in Wasser, aber auch die in Luft befindlichen, dünneren Pflanzentheile ziemlich schnell den Gleichgewichtszustand, d. h. diejenige Temperatur annehmen, welche den obwaltenden Bedingungen entspricht. In den von Luft umgebenen, dünneren Pflanzentheilen werden desshalb die Temperaturextreme ansehnlicher ausfallen, als in einem dicken Stamm, in dessen Innerem die täglichen Maxima und Minima der Aussentemperatur nicht erreicht werden. Indess ist der Stamm in der Regel ansehnlicheren täglichen und jährlichen Temperaturschwankungen unterworfen, als das Wurzelsystem, das sich in dem zumeist etwas gleichmässiger temperirten

---

1) Es sei hier nur kurz erwähnt, dass Untersuchungen über die Wärmeleitungsfähigkeit des Holzes unter anderm angestellt wurden von de Candolle, Annal. d. Physik u. Chemie 1828, Bd. 14, p. 590; Knoblauch (ebenda 1858, Bd. 105, p. 623); Wiesner, Die Rohstoffe des Pflanzenreichs 1873, p. 292; Sowinsky, Bot. Jahresb. 1875, p. 773. Sowinsky, der auch mit feuchtem Holz operirte, fand das Verhältniss zwischen der Wärmeleitung in transversaler und longitudinaler Richtung zwischen 1 : 1,15 (Quercus robur) und 1 : 1,43 (Carpinus betulus). Nach diesem Forscher kommt gewissen Holzarten die schnellste Leitfähigkeit im trockenen, anderen aber im feuchten Zustand zu.

2) Th. Hartig, Bot. Jahresb. 1873, p. 508. Siehe auch Göppert, Die Wärmeentwickelung i. d. Pflanzen 1830, p. 160. Weitere Beispiele bei Müller-Thurgau, l. c. Ihne, l. c. etc.

Boden befindet[1]). Hat nun auch die höhere Temperatur der Wurzel zur Folge, dass von dieser aus dem Stamme im Winter Wärme zugeleitet wird, so kann sich derselbe doch tief abkühlen. So fiel in Versuchen Hartig's die Temperatur im Inneren des Stammes auf — 13 C. in einem Winter, in dem die Lufttemperatur häufig auf — 15 bis — 22 C. sank. Die Gründe, welche bewirken, dass, wenigstens bei einem beschatteten Stamme, das Innere die Temperaturextreme der Luft nicht erreicht, sind vorhin angedeutet worden.

Abschnitt II.

Die Production von Licht.

§ 160.

Wie eine grössere Zahl von Thieren[2]), besitzen auch gewisse Pflanzen die Fähigkeit, Lichtstrahlen auszusenden, die durch die Eigenthätigkeit erzeugt werden. Ein solches Selbstleuchten ist freilich bis dahin nur für bestimmte Pilze und Bacterien, sowie für Ceratium tripos[3]), also auch für einen chlorophyllhaltigen Organismus, sichergestellt. Unter den Pilzen sind es besonders Hymenomyceten und Ascomyceten, bei denen entweder der Fruchtkörper oder das Mycelium leuchtet, auf dessen Thätigkeit auch das Leuchten des Holzes beruht. Dagegen wird das Leuchten des Fleisches durch verschiedene Bacterienarten hervorgerufen.

Bei allen diesen Organismen erinnert die Lichterscheinung am meisten an das Leuchten des Phosphors. Auch kann man in einem dunkeln Raume das Leuchten des Holzes und der Bacterienmassen etwa ebensoweit wahrnehmen, wie das Leuchten eines Stückchens Phosphor, das nicht ganz mit Wasser bedeckt ist. Gardner gibt sogar an, dass er in Brasilien bei dem Lichte, das einige Exemplare von Agaricus Gardneri[4]) aussandten, zu lesen vermochte. Ferner genügt das Licht der Bacterien, um heliotropische Krümmungen[5])

---

1) Ueber die Temperatur der im Boden befindlichen Knollen etc. siehe M. A. Seignette, Revue générale d. Botan. 1889, Bd. I, p. 573. Vgl. Bd. II, p. 832 Anm.

2) Siehe über diese z. B. R. Dubois, Leçons d. Physiolog. 1898, p. 301; Verworn, Allgem. Physiol. III. Aufl. 1901, p. 263; de Kerville, Die leuchtenden Thiere u. Pflanzen. Deutsch von Marshall 1893.

3) J. Reinke, Wissensch. Meeresuntersuch. d. deutschen Meere 1898, N. F. Bd. III, p. 39.

4) Gardner, Flora 1847, p. 756. — Uebrigens senden auch grosse Massen von activen Leuchtbacterien soviel Licht aus, dass man den Stand der Zeiger einer Taschenuhr ablesen kann.

5) H. Molisch, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1902, Bd. 111, Abth. 1, p. 141. [M. B. Isatschenko, Chlorophyllbildung im Bacterienlicht, Centralbl. f. Bacteriol. 1903, Abth. 2, Bd. 10, p. 498.]

auszulösen und diese Organismen im eigenen Licht zu photographiren [1]).

Bacterien. Nachdem Pflüger [2]) erkannt hatte, dass das Leuchten des Fleisches durch Bacterien verursacht wird, wurden weiterhin verschiedene Species von Leuchtbacterien isolirt und studirt, unter denen z. B. Bact. phosphorescens, Pflügeri, indicum, luminosum [3]) gut leuchtende Arten sind [4]). Thatsächlich finden sich in dem Meerwasser stets gewisse Arten von Leuchtbacterien, und man erhält desshalb leicht eine leuchtende Cultur, wenn man einen frischen Seefisch mit 2—3proc. Kochsalzlösung übergiesst und bei 6—15 C. stehen lässt. Uebrigens sind auch im Binnenlande die Keime von Leuchtbacterien verbreitet, da man zumeist eine leuchtende Cultur erzielt, wenn man ein Stück Rindfleisch, Schweinefleisch etc. so in eine 3proc. Kochsalzlösung legt, dass es theilweise aus dieser hervorsteht [5]). Die isolirten Arten gedeihen im allgemeinen auch gut in einer Fischabkochung, die mit 1 Proc. Pepton, 2 Proc. Chlornatrium und 1 Proc. Chlormagnesium, nöthigenfalls noch mit 1—2 Proc. Dextrose versetzt ist. Durch Hinzugabe von Gelatine oder Agar lässt sich aus dieser Flüssigkeit ein fester Nährboden herstellen (Beyerinck l. c. 1891, p. 38; Mckenney, l. c. p. 215).

Ob die farblose Oscillaria, die Meyen [6]) massenhaft in einer Licht aussendenden Masse im atlantischen Ocean beobachtete, selbst leuchtete, muss dahingestellt bleiben. Ferner ist die Angabe Ehrenberg's [7]), dass gewisse Diatomeen (Chaetoceras und Discoplea) zum Leuchten befähigt seien, bisher nicht bestätigt. Uebrigens ist in diesen und anderen Angaben zu beachten, dass das Leuchten auch durch adhärirende und durchsetzende [8]) Leuchtbacterien bewirkt sein kann, die ja auch

1) Forster, Centralbl. f. Bacteriol. 1887, Bd. 2, p. 338; B. Fischer, ebenda 1888, Bd. 3, p. 140. — [H. Molisch, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1903, Abth. I, Bd. 112, p. 297.]

2) Pflüger, Archiv f. Physiologie 1875, Bd. 10, p. 275; Bd. 11, p. 223. Vgl. Molisch, Bot. Zeitung, Orig. 1903, p. 1.

3) Nomenclatur nach Migula, System d. Bacterien 1897, Bd. 1, p. 336.

4) Lit.: B. Fischer, Zeitschrift f. Hygiene 1887, Bd. 2, p. 54; Centralbl. f. Bacteriol. 1888, Bd. 3, p. 105, 137; 1888, Bd. 4, p. 89; Beyerinck, Archives Néerlandaises 1889, Bd. 23, p. 104, 367, 416; 1891, Bd. 24, p. 369; Koninklijke Akad. v. Wetenschappen te Amsterdam, Proceedings of the Meeting 27. Oktob. 1900, p. 359; K. B. Lehmann, Centralbl. f. Bacteriol. 1889, Bd. 5, p. 785; Kutscher, Centralbl. f. Bacteriol. 1890, Bd. 8, p. 124; O. Katz, Centralbl. f. Bacteriol. 1891, Bd. 9, p. 157; C. Eijkmann, Centralbl. f. Bacteriol. 1892, Bd. 12, p. 656; E. Suchsland, Centralbl. f. Bact. II. Abth., 1898, Bd. 4, p. 713; J. Tarchanoff, Compt. rend. 1900, Bd. 131, p. 246; R. Mckenney, Observations on the conditions of light production in Bacteria 1902, Separat. a. Proceedings of the biological Society of Washington Bd. 15, p. 213; A. Barnard and A. Macfadyen, Annals of Botany 1902, Bd. 16, p. 387. Zusammenfassungen z. B. bei Migula, System der Bacterien 1897, Bd. I, p. 336; Flügge, Mikroorganismen III. Aufl. 1896, Bd. 1, p. 166.

5) Molisch, l. c. 1903, p. 17 fand stets Micrococcus phosphoreus (Syn. = Bact. phosphorescens Beyerinck).

6) Meyen, Physiolog. 1838, Bd. 2, p. 202. Vgl. Ludwig, Centralbl. f. Bacteriol. 1887, Bd. 2, p. 402.

7) Ehrenberg, Die das Funkeln u. Aufblitzen des Mittelmeeres bewirkenden kleinen Lebensformen 1874, p. 3 (Separat. a. Festschrift d. Gesellsch. naturf. Freunde zu Berlin).

8) Dubois (l. c. 1898 p. 451) hat seine frühere Annahme, dass das Leuchten der Bohrmuschel durch ein symbiotisches Bacterium bedingt sei, fallen gelassen.

den Schleim leuchtend machen, den man von einem leuchtenden Fische abwischt.

Hutpilze. Durch Retzius, A. v. Humboldt[1]) u. A. wurde ermittelt, dass das schon im Alterthum bekannte Leuchten des Holzes von den darin lebenden Pilzen ausgeht. In der Folge[2]) wurde dann näher festgestellt, dass Licht von den Sclerotien (Rhizomorpha), sowie von dem feineren Mycelgeflecht verschiedener Hymenomyceten und Ascomyceten ausgesandt wird, unter denen bei uns am häufigsten Agaricus melleus und (im Buchenholz) Xylaria hypoxylon das Leuchten des Holzes hervorrufen. Man kann sich leicht leuchtendes Holz verschaffen, wenn man das von einem dieser Pilze befallene Holz (besonders das Wurzelholz) sammelt und befeuchtet in einem dunkeln Raum hält. Uebrigens zeigt das Mycelgeflecht von Agaricus melleus auch in einer Reincultur (in wässriger Nährlösung)[3]) eine schöne Lichtentwickelung.

Bei Agaricus olearius[4]), der in Südeuropa an alten Oliven etc. vorkommt, phosphoresciren besonders die Lamellen, jedoch theilweise auch die übrigen Theile des Hutes, sowie der Stiel. In wärmeren Ländern scheinen aber verschiedene Hymenomyceten vorzukommen, deren Hut stark leuchtet. Ein solches Verhalten wird u. a. von dem schon erwähnten Agaricus Gardneri[5]) (Brasilien), Agaricus igneus[6]) (Amboina), Agaricus noctilucens[7]) (Manila) berichtet.

Die älteren Angaben über Lichtentwickelung, insbesondere über blitzartiges Leuchten von Blättern, Blüthen und anderen Pflanzentheilen, beruhen wohl zumeist auf Täuschungen[8]). Doch mögen gelegentlich reale Lichterscheinungen beobachtet sein, da u. a. die als Elmsfeuer bekannten, elektrischen Ausstrahlungen auch einmal an Pflanzen zu Stande kommen könnten. Unmöglich ist es auch nicht, dass sich z. B. in einem Milchsaft Stoffe finden, die bei Zutritt der Luft Veranlassung zur Lichtentwickelung geben (vgl. fernerhin p. 859), und dass sich auf diese Weise (oder durch Bacterien) das Leuchten des Milchsaftes bestimmter Arten von Euphorbia erklärt, von dem z. B. Mornay, Martius u. A.[9]) berichten. Das Leuchten des Protonemas von Schistostega[10]), das früher

---

1) Siehe Agardh, Allgem. Biolog. d. Pflanzen 1832, p. 179; de Candolle, Pflanzenphysiolog. 1835, Bd. 2, p. 680 Anm.; P. Heinrich, Phosphorescenz der Körper 1811.

2) Literatur u. Thatsachen bei F. Ludwig, Ueber d. Phosphorescenz d. Pilze u. d. Holzes 1874; Lehrbuch d. niederen Cryptogamen 1892, p. 525. An der zuletztgenannten Stelle ist p. 529 auch hervorgehoben, dass bis dahin ein Leuchten des Holzes durch Leuchtbacterien nicht bekannt ist.

3) Brefeld, Botan. Unters. ü. Schimmelpilze 1877, Heft 3, p. 170.

4) Fabre, Annal. d. scienc. naturell. 1855, IV. sér., Bd. 4, p. 179; Tulasne, ebenda 1848, III. sér., Bd. 9, p. 541. Vgl. auch Ludwig, l. c. 1874, p. 9. Das Leuchten beginnt schon vor der vollständigen Entwickelung des Hymeniums und erlischt vor dem Zerfall der Gewebe. In dem lebensthätigen Pilze leuchten auch die Schnittflächen.

5) Gardner, cit. bei Ludwig, l. c. 1874, p. 9.

6) Rumph, Herbarium amboinense 1750, Bd. 6, p. 130.

7) Gaudichaud, citirt bei Ludwig, l. c. 1874, p. 9. — Bei Ludwig, l. c. 1874 und 1892, p. 525 ist auch die übrige Lit. zusammengestellt.

8) Literatur bei E. Fries, Flora 1859, p. 178; Meyen, Pflanzenphysiologie 1838, Bd. 2, p. 200; Ludwig, l. c. 1874, p. 5. Angaben aus neuerer Zeit: Crié, Compt. rend. 1881, Bd. 93, p. 853; Ascherson, Naturwiss. Wochenschrift 1901, p. 106. — Senebier (Physiol. végétal. 1800, Bd. 3, p. 315) will am Spadix von Arum maculat. beim Einbringen in Sauerstoff ein phosphorisches Leuchten bemerkt haben.

9) Literatur bei Meyen, l. c. p. 203.

10) Unger, Flora 1834, p. 33; Noll, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1888,

zuweilen zu den activen Lichtentwickelungen gestellt wurde, wird nur durch die Strahlenbrechung in den besonders geformten Zellen des Protonemas verursacht.

Zweck. Wenn man allenfalls vermuthen könnte, dass das Leuchten der Fruchtkörper von Hutpilzen etc. nächtliche Besucher anlockt und dadurch die Verbreitung der Sporen begünstigt, so ist doch nicht recht einzusehen, in welcher Weise das Leuchten den Bacterien oder den im Holze lebenden Pilzfäden Nutzen bringen soll. Möglicherweise gewähren aber die Leuchtbacterien anderen Wesen dadurch einen Vortheil, dass sie diesen durch ihre Ansammlung einen todten Fisch oder eine andere Nahrungsquelle markiren, oder dass sie bei einem lebenden Organismus, auf dem oder in dem sie leben, den Mangel von eigenen Leuchtorganen ersetzen.

In dem Leuchten tritt uns eine physiologische Leistung entgegen, die, analog wie andere physiologische Leistungen, durch den Energieumsatz im Betriebsstoffwechsel erzeugt und demgemäss auch im Dunkeln realisirt wird[1]). Es handelt sich also um eine physiologische Chemiluminescenz[2]) und nicht um eine Photoluminescenz, d. h. um ein Ausstrahlen von Licht, das durch die vorausgegangene Beleuchtung vorbereitet und ermöglicht wurde. Naturgemäss ist aber die Lichtproduction, in analogem Sinne wie andere physiologische Functionen, von dem jeweiligen Zustand des Organismus, sowie von den Aussenverhältnissen abhängig und mit dem Wechsel der inneren und äusseren Bedingungen veränderlich (vgl. II, § 1, 20 u. s. w.).

Thatsächlich beginnt die Lichtproduction bei den Pilzen erst mit einem gewissen Entwickelungsstadium und erstreckt sich nicht auf alle Organe. Aber auch bei den Leuchtbacterien tritt nach Mckenney (l. c. p. 229) das Leuchten erst ein, nachdem die active Locomotion beendet ist. Ausserdem unterbleibt das Leuchten, ebenso wie Wachsen, Bewegen etc., bei einer unzureichenden Constellation der Aussenbedingungen und erreicht mit einem bestimmten Ausmaass der Temperatur, der Nährstoffe, der Concentration etc. einen optimalen Werth. Das Leuchten nimmt demgemäss, ebenso wie das Wachsthum etc., nach Ueberschreitung des optimalen Temperaturgrades wieder ab, steigt also nicht bis zum Temperaturmaximum, wie es bei der Athmungsthätigkeit und der mit dieser direct verketteten Wärmeproduction (II, p. 841) der Fall ist.

Bd. 3, p. 477. Vgl. auch dieses Buch, Bd. I, p. 345. — Das Aufflammen des Blüthenstands von Dictamnus albus bei Annäherung eines brennenden Körpers wurde bereits von Ingenhousz (Versuche mit Pflanzen, übers. von Scherer, 1786, Bd. 1, p. 191) richtig als eine Explosion der mit den Dämpfen des ätherischen Oels vermischten Luft gedeutet.

1) Die Untersuchungen an Rhizomorpha lassen keinen Einfluss einer mässigen Beleuchtung auf die Lichtentwickelung erkennen. Vgl. die Lit. bei Ludwig, l. c. 1874, p. 26. Aehnliche Resultate wurden z. B. von Pflüger, sowie von Mckenney (l. c. p. 222) mit Bacterien erhalten. — Da stärkere Beleuchtung die Thätigkeit der Bacterien hemmt oder auch tödtlich wirkt, so wird durch dieselbe auch das Leuchten beeinträchtigt oder aufgehoben. Vgl. Bd. II, p. 318, 107. Solches wurde unter anderm beobachtet von J. Tarchanoff, l. c. p. 247; Suchsland, l. c. p. 714.

2) E. Wiedemann, Annal. d. Physik u. Chem. 1889 N. F., Bd. 37, p. 180; 1889 N. F., Bd. 38, p. 485; E. Wiedemann u. G. C. Schmidt, Zeitschr. f. physikal. Chemie 1895, Bd. 18, p. 528; M. Roloff, ebenda 1898, Bd. 26, p. 354; Winkelmann, Handbuch d. Physik 1894, Bd. II, Abth. 1, p. 486.

Die Lichtproduction gehört aber nicht zu den generellen und unerlässlichen vitalen Functionen, kann also, analog wie die Locomotion, die Production von Farbstoffen, Giften, Enzymen etc., ausgeschaltet werden, ohne dass die Existenz und die Erhaltung des Organismus unmöglich gemacht wird[1]). Factisch ist es mehrfach gelungen, Bacterien z. B. bei einer Temperatur oder bei bestimmten Ernährungsbedingungen zur Entwickelung zu bringen, die ein Leuchten nicht aufkommen lassen, das auch (analog wie die Locomotion, II, p. 750, 793) unterbleibt, wenn ein facultativ anaerobes Leuchtbacterium bei Abschluss von Sauerstoff wächst. Ferner bilden sich nach Beyerinck (l. c. 1900, p. 359) unter bestimmten Bedingungen, also auch in der Natur, Rassen aus, denen die Fähigkeit zur Lichtproduction transitorisch, möglicherweise auch dauernd, abhanden gekommen ist (vgl. II, p. 241).

Sind aber die leuchtenden Bacterien oder Pilze actionsfähig, so senden sie bei vollster Constanz der Aussenbedingungen continuirlich Licht aus. Es bedarf also nicht, wie z. B. bei Noctiluca[2]), einer mechanischen oder anderen Reizung, um das Aufleuchten zu veranlassen, das bei diesem Organismus, nach Reinke (l. c.) ebenso bei Ceratium tripos, durch eine Uebergangsreizung transitorisch ausgelöst wird. Natürlich ist nicht ausgeschlossen, dass auch bei Pilzen und Bacterien die Lichtentwickelung durch einen plötzlichen Wechsel vorübergehend mehr oder minder verringert oder gesteigert wird[3]). Thatsächlich sind derartige Störungen mehrfach bei plötzlicher Veränderung der Temperatur, der Concentration u. s. w. beobachtet. Wenn dieselben in der Regel nur gering ausfielen, so folgt daraus nur, dass keine weitgehende transitorische Alteration bei diesen Organismen hervorgerufen wurde, deren Lichtproduction sich eben schnell auf das den neuen Bedingungen entsprechende Maass einstellt. Andererseits muss es auf autogenen Aenderungen der Eigenthätigkeit beruhen, dass das Leuchten zuweilen periodisch ab- und zunimmt, dass also die Lichtproduction rhythmisch modificirt wird.

Es entspricht auch nur den allgemeinen physiologischen Eigenschaften und Eigenthümlichkeiten, dass das Leuchten zuweilen auch dann noch eine gewisse Zeit fortdauert, wenn der Organismus in eine Temperatur, in eine Concentration, überhaupt in Bedingungen versetzt wird, in denen er auf die Dauer nicht zu leuchten und vielleicht auch nicht zu leben vermag (vgl. II, p. 79, 289). Ausserdem ist es aber als eine Folge der Accommodation verständlich, dass ein Organismus (oder dessen Nachkommen) mit der Zeit in einer Temperatur, in einem Medium u. s. w., also unter Bedingungen wieder leuchtthätig wird, in denen er zunächst kein Licht zu produciren vermochte (vgl. II, p. 79 u. s. w.).

Auftreten und Schwinden der Lichtproduction sind, da wir für diesen Wechsel, sowie auch für die Veränderung der Lichtintensität, ein sehr feines Unterscheidungsvermögen besitzen, ausgezeichnet geeignet, uns augenblicklich

1) Vgl. z. B. Bd. I, p. 441, 496, 580; Bd. II, p. 78, 750.

2) Bütschli, Protozoen 1883—87, II. Abth., p. 1088; Kruckenberg, Centralbl. f. Physiologie 1887, Bd. 1, p. 689; Massart, Bullet. scientifique d. l. France et d. l. Belgique 1893, Bd. 25, p. 76.

3) Vgl. dieses Buch, Bd. I, § 3; Bd. II, p. 79, 364.

und in leicht verfolgbarer Weise eine Modification in den auf die Lichtproduction hinarbeitenden physiologischen Thätigkeiten anzuzeigen. In diesem Sinne sind denn auch die Leuchtbacterien von Beyerinck nutzbar gemacht worden, um z. B. die Sauerstoffproduction zu markiren (I, p. 293), oder um mit Hilfe der auxanographischen Methode (I, p. 375) die Bedeutung eines Stoffes oder Stoffwechselproductes für die Lichtentwickelung zu verfolgen. Bei der Interpretation derartiger Versuche muss aber den oben angedeuteten Nachwirkungen und anderen physiologischen Eigenthümlichkeiten in vollem Maasse Rechnung getragen werden.

Temperatureinfluss. Alle Untersuchungen stimmen darin überein, dass es ein Temperaturoptimum für das Leuchten giebt. Bei Rhizomorpha[1] liegt das Optimum bei ca. 25—30° C., das Minimum bei ca. 1—3° C. Die Lage der Cardinalpunkte ist auch bei den Bacterien zumeist nur annährend bestimmt[2]. Die nicht unerheblichen Differenzen in den Befunden verschiedener Forscher erklären sich zum Theil schon dadurch, dass die gleich benannten Bacterien factisch nicht identisch waren, und dass besonders für Minimum und Maximum, je nach den Ernährungs- und anderweitigen Culturbedingungen, verschiedene Werthe gefunden wurden. Sicher ist, dass verschiedene Bacterien noch bei 0—5 C. leuchten, während z. B. Mckenney bei Photobacterium indicum Beyerinck (= Bacillus phosphorescens B. Fischer) das Minimum = 15 C., das Optimum = 22—28 C., das Maximum = 30—35 C., bei Photobacterium (Microspira) luminosum = 10, 15 u. 22 C. bestimmte. In diesen und anderen Versuchen ergab sich, dass das Temperaturmaximum für das Leuchten etwa 5—10 C. tiefer lag, als das Temperaturmaximum für das Wachsen. Wenn in den Experimenten Mckenney's das Temperaturminimum für Leuchten und Wachsen zusammenfielen, so trifft dieses gewiss, wie auch die Erfahrungen einiger anderer Forscher zeigen, nicht allgemein zu.

Von verschiedenen Forschern wurde auch beobachtet, dass das Leuchten noch eine gewisse Zeit anhält, wenn plötzlich unter Null und sogar bis — 12 C. abgekühlt wird[3]. Es steht dieses nicht in Widerspruch damit, dass Mckenney bei einer Senkung der Temperatur unter das Minimum ein schnelles Erlöschen des Leuchtens beobachtete und bei der Ueberschreitung des Temperaturmaximums dasselbe Resultat erhielt. Uebrigens beobachtete Mckenney, dass durch fortgesetzte Cultur des Photobacterium indicum bei möglichst hoher Temperatur das Maximum für das Leuchten von 30 C. auf 35 C. erhöht werden konnte. Diesem Forscher traten ferner bei schnellem Wechsel der Temperatur keine auffälligen transitorischen Störungen des Leuchtens entgegen, die aber von einigen anderen Forschern, allerdings bei Bacterien im mässigen Grade, beobachtet wurden. Nach Ludwig (l. c. p. 25) wird aber das

---

1) Ludwig, l. c. p. 35; Brefeld, l. c. p. 4. Leuchten des Holzes bei 0° wurde auch schon von älteren Autoren beobachtet. Siehe Ludwig, l. c. p. 25. — Nach Fabre (l. c. p. 187) beginnt das Leuchten von Agaricus olearius erst oberhalb 3—4 C.

2) B. Fischer, l. c. 1887, p. 78; 1888, p. 89, 139; Lehmann, l. c. 1889, p. 789; Beyerinck, l. c. 1891, p. 8, 66; Eijkmann, l. c. 1892, p. 656; Mckenney, l. c. p. 219.

3) B. Fischer, l. c.; Lehmann, l. c.; Tarchanoff, l. c. p. 247. — Da sehr starke Kälte die Bacterien nicht tödtet (Bd. II, p. 305), so ist auch nicht auffallend, dass in den Versuchen Suchsland's (l. c. p. 80) nach der Abkühlung auf — 80° C. das Leuchten in normaler Temperatur wiederkehrte.

Leuchten von Rhizomorphen vorübergehend sistirt, wenn plötzlich von 40 auf 10 C. abgekühlt wird.

Chemische Einflüsse. Bei unzureichender Ernährung muss natürlich das Leuchten sogleich oder mit der Zeit erlöschen. Jedoch lässt sich durch die Zusammensetzung und Concentration der Nahrung, sowie durch besondere chemische Einflüsse (z. B. durch ein gewisses Quantum von Aether, Alkohol)[1]) erreichen, dass die Bacterien zwar gedeihen, aber kein Licht produciren[2]). Bei den bisher näher untersuchten Arten von Leuchtbacterien ist es schon für das Gedeihen nothwendig, dass der Nährboden neben der zureichenden organischen Nahrung eine gewisse Menge von Salzen enthält. Nach Mckenney (l. c. p. 226) kommen sowohl Wachsthum als Leuchten zu Stande, wenn in einer passenden Concentration allein Chlornatrium, Natriumnitrat oder gewisse andere Salze des Natriums, oder auch allein Chlormagnesium geboten wird, während bei alleiniger Darbietung der Salze des Kalium, Rubidium, Lithium, Ammonium, Calcium sowohl das Wachsthum als auch das Leuchten unterbleiben. Da zudem die Vereinigung von Chlornatrium mit etwas Chlormagnesium einen gewissen Vortheil zu gewähren scheint, so erklärt es sich, dass die Leuchtbacterien in Seewasser und in ähnlich zusammengesetzten Salzlösungen gut gedeihen und leuchten. Uebrigens kann der Salzgehalt zwischen 1—4 Proc. liegen, ohne dass Wachsthum und Leuchten wesentlich beeinträchtigt werden.

Die näher untersuchten Bacterienarten bedürfen zum Wachsen und Leuchten Pepton, neben welchem, wie schon früher (Bd. I, p. 368) mitgetheilt wurde, nach Beyerinck dem Photobact. phosphorescens und Pflügeri ein geeignetes Kohlenhydrat geboten sein muss, während Photobact. luminosum und indicum beide Functionen auch mit Pepton allein zu vollbringen vermögen. Jedoch übt die Glycose in grösserer Menge eine hemmende Wirkung aus, die speciell bei Photobact. luminosum soweit geht, dass bei 1 Proc. Glycose das Leuchten, bei 3—5 Proc. auch das Wachsen aufhören[3]).

Ich unterlasse die Mittheilung weiterer Eigenthümlichkeiten und bemerke nur, dass einige Differenzen, die sich in den Versuchen Beyerinck's[4]) und Mckenney's ergaben, darauf hindeuten, dass der Einfluss eines Stoffes durch die jeweiligen Culturbedingungen (Stimmung) modificirt werden kann[5]). Allgemein wird aber bei den benutzten Arten schon durch eine ziemlich schwache Ansäurung, sowie durch eine etwas stärkere alkalische Beschaffenheit des Culturbodens das Leuchten und auch das Wachsthum sistirt[6]).

---

1) Mckenney, l. c. p. 223; Tarchanoff, l. c. p. 247.

2) Thatsachen, ausser in den in Anm. 1 genannten Arbeiten, in den citirten Publikationen von B. Fischer, Beyerinck, Lehmann, Katz.

3) Ueber den hemmenden Einfluss der Zuckerarten vgl. Bd. II, p. 129.

4) Die Versuche Beyerinck's über den Einfluss bestimmter Stoffe auf das Leuchten wurden z. Th. mit Hilfe der II, p. 856 erwähnten auxonographischen Methode ausgeführt.

5) Da einerseits nach Mckenney (l. c. p. 229) das Leuchten erst nach dem Einstellen der Bewegungsthätigkeit beginnt und andererseits sicherlich auch bei den Leuchtbacterien durch dauernde Erhaltung der primären Zusammensetzung des Nährbodens erzielt werden kann, dass nie ein bewegungsloser Zustand eintritt (vgl. Bd. II, p. 248), so muss es möglich sein, Bacterien so zu cultiviren, dass trotz üppigster Vermehrung kein Leuchten zu Stande kommt.

6) Vgl. Bd. II, p. 129, sowie die Arbeiten von Beyerinck, Mckenney etc. — Die saure und alkalische Reaction, die durch die elektrolytische Zerlegung an den beiden Elektroden geschaffen werden, haben natürlich den entsprechenden Einfluss auf

Ferner ist das Leuchten allgemein von der **Sauerstoffathmung** abhängig und wird desshalb durch die Entziehung des Sauerstoffs sistirt. Es gilt dieses nicht nur für die aeroben Pilze[1] (Agaricus melleus, olearius etc.) und Bacterien[2]), sondern auch für das facultativ anaerobe Bact. phosphorescens Beyerinck, bei dem also mit der Entziehung des Sauerstoffs die Lichtproduction (d. h. eine Partialfunction, vgl. Bd. I, p. 580), aber nicht die Entwickelungsthätigkeit aufgehoben wird. Diese Erfahrungen schliessen natürlich nicht aus, dass fernerhin ein anaerobes Bacterium gefunden wird, das ohne den Eingriff des freien Sauerstoffs leuchtet, so wie es ja auch möglich ist, dass es gewisse facultativ anaerobe Organismen giebt, deren Cilien auch im sauerstofffreien Medium locomotorisch thätig sind (Vgl. II, p. 793).

Bei solcher Abhängigkeit ist es selbstverständlich, dass das Leuchten durch eine zu weitgehende Verminderung oder Steigerung der Partiärpressung des Sauerstoffs abnimmt und endlich unterdrückt wird (I, p. 547; II, p. 131). Kritische Studien über die Veränderung des Leuchtens mit der Partiärpressung des Sauerstoffs liegen indess nicht vor. Nach Lehmann[3]) haben die auf 6 Atmosphären comprimirte Luft, sowie der reine Sauerstoff (bei gewöhnlichem Luftdruck) keinen merklichen Einfluss auf das Leuchten des Fleisches und des Holzes. Dagegen soll nach Fabre[4]) das Leuchten von Agaricus olearius in reinem Sauerstoff zunehmen. Wenn das Leuchten gewisser Bacterien nach Entziehung des Sauerstoffs nur allmählich erlischt, so ist man desshalb, wie früher (I, p. 582) dargethan wurde, nicht berechtigt, eine Speicherung von freiem Sauerstoff im Organismus anzunehmen.

Mit der nachweislichen Abhängigkeit von der Athmungsthätigkeit sind (ebenso wie in Bezug auf Wachsen und Bewegen) noch nicht die Mittel und Wege präcisirt, durch welche die Lichtproduction erzielt wird. Diese Production ist jedenfalls nicht die einfache und nothwendige Folge einer intensiven Athmungsthätigkeit. Das folgt schon daraus, dass letztere auch bei den leuchtenden Organismen mit der Ueberschreitung der supraoptimalen Temperatur dauernd zunimmt (I, p. 572), während die Lichtproduction abnimmt und endlich sistirt wird. Ferner kommt den leuchtenden Pilzen und Bacterien durchschnittlich keine besonders hervorragende Athmungsintensität

---

das Wachsen und das Leuchten der Bacterien. Vgl. Bd. II, p. 123, sowie Suchsland, l. c. 1898, p. 715.

1) Fabre, Annal. d. scienc. naturell. 1855, IV. sér., Bd. 4, p. 190; Nees von Esenbeck, Nöggerath u. Bischoff, Nova Acta d. Leopoldin. Academ. 1823, Bd. 11, Th. 2, p. 667, 694. Dass für das Leuchten des Holzes Sauerstoff nöthig ist, constatirten schon Boyle, Dessaignes (Journal d. physique et d. chimie 1809, Bd. 59, p. 29) und Pl. Heinrich, Die Phosphorescenz d. Körper 1811, p. 334.

2) Pflüger, l. c. p. 223; B. Fischer, l. c. 1887, p. 37; Lehmann, l. c. 1889 p. 788; Beyerinck, l. c. 1889; Katz, l. c. 1891, p. 314; Eijkmann, l. c. 1892, p. 657.

3) K. B. Lehmann, Einfluss des comprimirten Sauerstoffs auf d. Lebensprocesse, Zürich 1883, p. 87. Ebenso fand Dessaignes (l. c. p. 29) in reinem Sauerstoff keine Zunahme des Leuchtens d. Holzes, während Nees, Nöggerath und Bischoff (l. c. p. 693) eine Steigerung desselben angeben. Eine solche Steigerung soll nach Heinrich (l. c. p. 332) in der auf 2 Atmosphären comprimirten Luft, aber nicht in reinem Sauerstoff eintreten.

4) Fabre, l. c. p. 191.

zu [1]). Demgemäss strahlen die Leuchtorganismen Licht auch dann aus, wenn die Temperatur ihres Körpers unter der Temperatur der Umgebung liegt, während z. B. der Blüthenstand der Aroideen trotz der hohen Selbsterwärmung kein Licht producirt.

Es bedarf also jedenfalls specifischer Eigenthümlichkeiten und Thätigkeiten, um in den Stoffwechselprocessen die Erregung von Lichtstrahlen zu erzielen. Da es nun gewisse Körper gibt, die bei langsamer Oxydation ohne eine nennenswerthe Temperatursteigerung leuchten [2]), so muss es wahrscheinlich dünken, dass auch die physiologische Lichtproduction durch bestimmte Oxydationsprocesse im Organismus erzeugt wird, gleichviel, ob es sich dabei um einen bestimmten präformirten und isolirbaren Körper oder um eine besondere Lenkung der gewöhnlichen Athmungsthätigkeit handelt.

Thatsächlich sollen sich nach Dubois [3]) aus Pholas dactylus zwei Stoffe isoliren lassen — er nennt sie Luciferin und Luciferase —, die nach dem Zusammenbringen leuchten, und die also wohl das Leuchten des besagten Organismus verursachen dürften. Muss nun das Leuchten nicht in allen Fällen auf dieselbe Weise erzielt werden, so bleibt es doch auch dann, wenn es auf einem separirbaren Stoff beruht, ein physiologischer Process, dessen Realisirung eben von der Production des Leuchtstoffes abhängt. Durch die Lenkung dieser Production, sowie durch die Lenkung und Herstellung der Oxydationsbedingungen ist somit auch die physiologische Regulirung des Leuchtens möglich (vgl. Bd. I, § 93). Denn so gut wie z. B. durch Separation zerfällbare Stoffe in der Zelle intact erhalten bleiben, könnte sehr wohl durch geeignetes Trennen und Zusammenführen die Verwendung und Umsetzung des vorhandenen leuchtfähigen Körpers regulirt, somit auch sistirt oder transitorisch activirt werden. Je nachdem der supponirte Stoff (oder die Stoffe) nur in der Zelle activirt oder auch secernirt werden, wird dann eine intracellulare oder auch eine extracellulare Lichtentwickelung eintreten [4]). In wie weit das Letztere vorkommt, ist

---

1) Das schliesst nicht aus, dass ein Organ am lebhaftesten in demjenigen Entwickelungsstadium athmet, in dem es leuchtet, wie das Fabre (l. c. p. 193) bei Agaricus olearius fand.

2) Nach Radziszewki (Annal. d. Chemie 1880, Bd. 203, p. 330; Bericht. d. chem. Gesellsch. 1877, p. 321; 1883, p. 597) leuchten z. B. schon bei 10° C. Lophin in alkalischer Lösung und Leberthran, der in Toluol gelöst und mit einigen Tropfen Cholin- oder Neurinlösung versetzt ist. Ferner leuchtet nach Dubois (Compt. rend. 1901, Bd. 132, p. 431) Aesculin in alkoholischem Kali.

3) R. Dubois, Leçons d. Physiologie 1898, p. 524; Compt. rend. 1896, Bd. 123, p. 653. — Dubois hatte früher einmal die Ansicht ausgesprochen, dass die Lichtentwickelung durch die Umwandlung von colloidalen in krystalloide Körper bewirkt werde.

4) Bei Noctiluca wird das Licht im Innern, und zwar hauptsächlich an bestimmten Punkten, entwickelt. Doch wird das Leuchten nach dem Zerquetschen noch kurze Zeit fortgesetzt. Bütschli, Protozoen 1883—87, Abth. 2, p. 1092. — Ob das Leuchten des Holzes nur in den Pilzhyphen oder auch ausserhalb dieser stattfindet, ist noch nicht entschieden. Vgl. Ludwig, Lehrb. d. niederen Cryptogamen 1892, p. 530. — Das Erlöschen des Leuchtens mit dem Tode u. s. w. ist aber nicht, wie z. B. Lehmann (l. c. 1889, p. 789) und Beyerinck (l. c. 1891, p. 52) annehmen, ein Argument gegen die Existenz eines producirten Leuchtstoffs. Die Annahme Beyerinck's (l. c. 1891, p. 61), dass der Uebergang von Pepton in organisirte Sub-

noch nicht genügend sichergestellt. Jedenfalls sind die bezüglichen Angaben mit Vorsicht aufzunehmen, da in manchen Fällen das Leuchten von secernirten Schleimen etc. nachweislich durch die Gegenwart von Leuchtbacterien bedingt war.

Wie aber auch das physiologische Leuchten zu Stande kommen mag, so liegt doch in jedem Falle eine Chemiluminescenz vor (II, p. 854), bei der, ebenso wie bei dem Leuchten von Lophin etc., chemische Energie, ohne wesentliche Temperaturerhöhung des Körpers, in strahlende Lichtenergie umgesetzt wird. Somit ist der Process nicht mit einer erheblichen Wärmeabgabe an die Umgebung verknüpft, und insofern wird in Bezug auf die Lichtproduction viel sparsamer gearbeitet, als dann, wenn ein Körper durch Erhitzen zur Aussendung von leuchtenden Strahlen gebracht wird[1]. Welcher Energieaufwand freilich nothwendig war, um in dem Organismus (oder auch ausserhalb desselben) den ökonomisch arbeitenden, leuchtenden Stoff zu gewinnen, das bleibt bei obigen Erwägungen unbestimmt[2]. Uebrigens ist es einleuchtend — und steht nicht in Widerspruch mit dem zweiten Hauptsatz der mechanischen Wärmetheorie —, dass unter den besagten Bedingungen die strahlende Energie von einem kälteren auf einen wärmeren Körper übergehen kann, indem in diesem die Lichtstrahlen absorbirt werden[3].

Zusammensetzung des Lichts[4]. — In Kürze sei nur bemerkt, dass das ausgesandte Licht bei gewissen Arten weisslich, bei anderen bläulich oder grünlich erscheint, dass aber, wie es scheint, die Färbung mit den Culturbedingungen und Ausseneinflüssen eine gewisse Veränderung erfahren kann. Wie es auch die spectroskopische Prüfung des Lichts ergiebt, werden also die verschieden brechbaren Strahlen nicht immer in demselben Verhältniss producirt. Die Existenz von Strahlen, die, wie die Röntgen- und Becquerelstrahlen, durch undurchsichtige Körper auf die photographische Platte wirken, vermochte Suchsland[5]) nicht nachzuweisen.

---

stanz mit Lichtentwickelung verknüpft sei, ist durch keine maassgebenden Erfahrungen gestützt.

1) S. P. Langley u. F. W. Very, Beibl. z. d. Annal. d. Physik u. Chemie 1890, Bd. 14, p. 1096; Dubois, l. c. 1898, p. 376.

2) Vgl. dieses Buch, Bd. II, Kap. XVI.

3) E. Wiedemann, Annal. d. Physik und Chem. 1889, N. F. Bd. 38, p. 485.

4) Ludwig, Zeitschrift f. wissenschaftl. Mikroskopie 1884, Bd. 1, p. 181; l. c. 1892, p. 78, 537; Lehmann, Centralbl. f. Bacteriol. 1889, Bd. 5, p. 787; Dubois, l. c. 1898, p. 510.

5) Suchsland, l. c. 1898, p. 715. [Gleiches berichten M. Barnard u. A. Macfadyen, Annals of Botany 1902, Bd. 16, p. 587, und H. Molisch, Sitzungsber. d. Wiener Akadem. 1903, Bd. 112, Abth. I, p. 305, 310.]

Abschnitt III.

Die Production von elektrischen Spannungen in der Pflanze.

§ 161.

Pflanzen, denen, wie gewissen Fischen, die Fähigkeit zukäme, einen direct wahrnehmbaren elektrischen Schlag zu ertheilen, sind nicht bekannt. Wohl aber lässt sich auch bei den Pflanzen die selbstthätige Schaffung von elektrischen Spannungen nachweisen, die indess, wie bei den meisten animalischen Wesen, so schwach sind, dass sie sich nur mit Hilfe feiner Messungsmethoden erkennen lassen. Diese kommen im allgemeinen darauf hinaus, dass man an zwei Punkten des Versuchsobjectes unpolarisirbare Elektroden anlegt und verfolgt, ob das in den ableitenden Bogen eingeschaltete empfindliche Galvanometer (Elektrometer) einen Strom anzeigt. Trifft dieses zu, so ist damit zunächst nur erwiesen, dass zwischen den beiden in leitende Verbindung gebrachten Punkten eine Potentialdifferenz besteht, aber nichts darüber ausgesagt, wie die Elektricität producirt wird, und wie die Potentialdifferenz im näheren zu Stande kommt.

Aus der Existenz und der Fortdauer des elektrischen Stromes in dem ableitenden Bogen ergiebt sich aber einmal, dass die maassgebenden Potentialdifferenzen durch continuirliche Thätigkeit dauerd unterhalten werden, und ferner, dass sich, analog wie in einem galvanischen Element, im Inneren des Pflanzentheils (von einer zur anderen Elektrode) ein elektrischer Strom bewegt, und zwar in entgegengesetzter Richtung wie in dem ableitenden Bogen. Die Beseitigung des ableitenden Bogens muss aber einen Einfluss auf die elektrische Bewegung im Inneren der Pflanze ausüben, wenn es auch unwahrscheinlich ist, dass die internen Ströme in analoger Weise aufhören, wie in einem galvanischen Element nach Aufhebung der leitenden Verbindung zwischen den beiden Polen. Denn da in der Pflanze offenbar an verschiedenen Punkten Elektricität producirt (frei) wird, so müssen sich auch ausgleichende Ströme einstellen. Wie diese verlaufen, das hängt aber nicht allein von der Lage der geschaffenen und unterhaltenen Potentialdifferenzen, sondern auch von der Beschaffenheit, Gruppirung, Leitfähigkeit u. s. w. der umgebenden und verbindenden Zellen und Gewebecomplexe, also von einer Reihe von Factoren ab, deren Combination zur Folge haben kann, dass in einem Pflanzentheil dauernd elektrische Ströme in bestimmter Weise und Richtung kreisen. Da uns aber eine nähere Einsicht in die realen Vorgänge fehlt, so können wir uns nur an die Erfahrungen halten, welche durch die Controle des Stromes im ableitenden Bogen gewonnen sind.

In der Schaffung von freier Elektricität und in der Ausbildung von elektrischen Potentialdifferenzen tritt uns, ebenso wie in der Bildung von Wärme und von Temperaturdifferenzen (II, § 156), nur die Resultante aus einer unbekannten Anzahl von Processen entgegen. Es ergiebt sich demgemäss Thermoneutralität bezw. Elektroneutralität, wenn die Gesammtsumme der

positiven und negativen Werthe = Null wird. Unter diesen Umständen beobachten wir also an der Oberfläche eines Organes bei dem Anlegen des Thermometers (der thermoelektrischen Nadel) oder der Elektrode keine calorische bezw. keine elektrische Potentialdifferenz, gleichviel ob die Compensation der positiven und negativen Werthe schon in jeder einzelnen Zelle stattfindet, oder erst in dem Zellcomplex, dessen Gesammteffect bei unseren Messungen zur Beobachtung kommt.

Ist nun auch die Production von Elektricität in der Pflanze nicht näher aufgeklärt, so ergiebt sich doch aus den noch mitzutheilenden Erfahrungen, dass freie Elektricität, ebenso wie die Wärme (II, § 156), hauptsächlich durch die directe oder indirecte Vermittelung des Stoffwechsels geschaffen wird. Natürlich können Elektricität und Wärme auch durch andere Processe erzeugt werden, so z. B. durch die mechanische Wirkung der Wasserbewegung in capillaren Räumen und innerhalb der Membranen, jedoch wird auf solche Weise in der Regel nur eine verhältnissmässig geringe Menge von Elektricität oder Wärme gewonnen (vgl. II, § 162).

Bekanntlich tritt in sehr verschiedenartigen chemischen Processen eine Umwandlung von chemischer in elektrische Energie (und umgekehrt) ein, und factisch ist, soweit Ionen (Elektrolyte) in Betracht kommen, jeder chemische Process mit einem elektrischen Vorgang verknüpft. Auch kann unter verschiedenen Umständen eine derartige Trennung der positiven und negativen Elektricität zu Stande kommen, dass eine Potentialdifferenz durch die Ableitung eines Stromes nachweisbar wird. Das geschieht z. B. allgemein, wenn Oxydationsvorgänge und Reductionsvorgänge (beide im generellen Sinne genommen) zwar in wechselseitiger Beziehung, aber nebeneinander (räumlich getrennt) verlaufen[1]. Jedoch ist in vielen Fällen auch ein Strom ableitbar, wenn bei dem Zusammentreffen von zwei Stoffen (durch Diffusion etc.) eine chemische Reaction eintritt[2]. Nun sind aber in der Pflanze stets Oxydations- und Reductionsvorgänge im Gange. Zudem sind durch die räumliche Trennung (auch der gelösten Stoffe) und die regulatorische Lenkung des Austausches und des Umsatzes (Bd. I, § 77, 93, 108, sowie Kap. IV) in ausgezeichneter Weise Bedingungen geboten, durch welche elektrische Unterschiede (Potentialdifferenzen) sowohl zwischen den Theilen (Cytoplasma, Kern, Vacuolen etc.) der einzelnen Zelle, als auch zwischen den benachbarten und entfernten Zellen und Gewebecomplexen eines Organes erzielbar sein müssen.

Infolge der Semipermeabilität der Plasmahaut ist es aber auch denkbar, dass nur die eine Art von Ionen hindurchwandert, und dass auf diese Weise (wie auch schon durch die ungleiche Wanderungsschnelligkeit der Ionen) ein elektrischer Unterschied geschaffen wird, der, insbesondere wenn die Ionen anderweitig mit Beschlag belegt werden, einen ablenkbaren, continuirlichen Strom zu liefern ver-

---

1) Ich muss mich hier auf Andeutungen beschränken. Näheres findet man z. B. bei Ostwald, Grundriss d. allgem. Chemie III. Aufl., 1899, p. 375—480; Lehrbuch d. allgem. Chemie II. Aufl. 1893, Bd. 2. Th. 1, p. 518 ff.

2) So erhält man z. B. nach Haake, Flora 1892, p. 465 im ableitenden Bogen einen ansehnlichen Ausschlag des Elektrometers in dem Augenblick, wo in einem nassen Streifen Fliesspapier Kupfervitriol und Ferricyankalium zusammentreffen und in Reaction treten. — Anderweitige Versuche z. B. bei Dubois, Centralbl. f. Physiol. 1901, Bd. 14, p. 32.

mag[1]). Somit können diosmotische- und Diffusions-Vorgänge die nähere Ursache eines elektrischen Stromes sein, der überhaupt auf verschiedene Weise durch Concentrationsdifferenzen zu Stande kommen kann[2]). Jedoch führen sich auch derartige Ströme auf die Stoffwechselthätigkeit zurück und sind von dieser abhängig, da in dem Organismus durch die Stoffwechselthätigkeit die Concentrationsunterschiede und die anderen Vorbedingungen geschaffen und unterhalten werden (II, Kap. XVI).

Unter allen Umständen hängt es aber von einer Reihe von Bedingungen ab, ob in einem bestimmten Systeme eine Potentialdifferenz zu Stande kommt, welche (practisch) durch die Ablenkung eines Stromes nachweisbar ist, und ob eine erhebliche Menge von Elektricität geliefert wird. Ich erinnere nur daran, dass eine ansehnliche Menge von Elektricität entsteht, wenn ein Zink- und Platinstab, die in verdünnter Schwefelsäure stehen, leitend verbunden sind, während nach der Entfernung des Verbindungsdrahtes beim Auflösen des Zinks die Gesammtmenge der disponibeln chemischen Energie in Wärme transformirt wird. Andererseits ist es klar, dass an der Oberfläche keine Potentialdifferenz bestehen muss, wenn sich im Inneren (zwischen Cytoplasma, Zellsaft etc.) elektrische Spannungen und Ströme entwickeln. Zudem vermag man mit den in der Physiologie üblichen Methoden an einer winzigen Zelle nicht zu erkennen, ob eine Potentialdifferenz vorhanden ist, die sich aber thatsächlich an der einzelnen, grossen Internodialzelle von Nitella nachweisen lässt (II, § 162).

Da in der Pflanze freie Elektricität gleichzeitig in verschiedenen Processen erzeugt werden kann, da ferner z. B. mit der Veränderung der Aussentemperatur alle physiologischen Thätigkeiten und somit auch diejenigen modificirt werden, durch welche u. a. die Concentrationsdifferenz (d. h. die Bedingungen für eine supponirte Concentrationskette etc.) geschaffen und regulirt werden, so lässt sich die Veränderung der elektrischen Spannung mit der Temperatur nicht ohne weiteres zu Schlüssen in Bezug auf das Zustandekommen der elektromotorischen Kraft im Organismus verwenden. Der Umstand, dass die elektromotorische Kraft der zu dem Typus der Concentrationsketten gehörigen physikalischen Anordnungen mit der Temperatur ansteigt, lässt also unentschieden, ob, wie es Bernstein[3]) will, im Muskel die elektromotorische Kraft in derartigen Vorgängen, also nicht direct durch chemische Processe, gewonnen wird. Factisch ist die Elektricitätsproduction auch seitens der Thierphysiologen noch nicht aufgeklärt. Indess scheint auch bei den Thierphysiologen mehr und mehr die Ansicht an Boden zu gewinnen, dass die elektromotorische Kraft in der Hauptsache in irgend einer Weise durch chemische Processe gewonnen wird[4]). Bei einer gründlichen

---

1) Ausser der in Anm. 1 p. 862 citirten Lit. vgl. z. B. Ostwald, Zeitschr. f. physikal. Chem. 1890, Bd. 6, p. 69; Walden, ebenda 1892, Bd. 10, p. 718; Oker-Blom, Pflüger's Archiv f. Physiol. 1901, Bd. 84, p. 191.

2) Ueber Concentrationsketten siehe z. B. Ostwald, Lehrb. d. allgem. Chemie l. c. p. 824; Grundriss l. c. p. 442.

3) J. Bernstein, Pflüger's Archiv f. Physiologie 1902, Bd. 92, p. 521. An dieser Stelle, sowie z. B. bei Winkelmann, Handbuch d. Physik 1903, p. 420, ist auch das Nöthige über die Wärmetönung in verschiedenartigen Kettenanordnungen zu finden.

4) Bei Biedermann (Elektrophysiologie 1895, p. 300) ist zu ersehen, dass zuerst L. Hermann, dann aber besonders E. Hering (Lotos 1889, N. F. Bd. 9, p. 56) die elektromotorische Kraft in animalischen Organen auf chemische Processe zurückzuführen suchte. Bei den Theorien du Bois-Reymond's, welche die beobachteten elektrischen Aeusserungen aus peripolaren u. s. w. Molecülen zu erklären suchen, ist über die Energiequelle ohnehin nichts ausgesagt.

Ausnutzung der Errungenschaften der physikalischen Chemie dürfte es übrigens derzeit wohl möglich sein, durch eine kritische Untersuchung wenigstens eine gewisse Einsicht zu gewinnen.

Da nach dem Tödten eines Sprosses u. s. w. eine anomogene Vertheilung der Inhaltsstoffe vorhanden ist, bei deren Ausgleichung unter Umständen (mit oder ohne chemischen Umsatz) elektrische Ströme entstehen, so ist es nicht auffallend, dass zuweilen an dem todten Organe ein Strom ableitbar ist, der nach kurzer oder längerer Zeit verschwindet[1]). Mag es sich nun bei der Erzeugung dieses postmortalen Stromes um Vorgänge und Umsetzungen handeln, die auch während des Lebens thätig sind, oder die erst mit der Vernichtung dieses inscenirt werden, so fällt doch mit dem Tode die Gesammtheit der mit der vitalen Thätigkeit verketteten physiologischen Processe und Reactionen aus. Demgemäss tritt mit der Vernichtung des Lebens stets eine weitgehende Verschiebung (oder auch eine sofortige Aufhebung) der bisherigen elektrischen Spannungsverhältnisse ein.

Bedenkt man, dass mit einem jeden chemischen Process Umsetzungen und Umlagerungen von Elektricität und elektrischer Energie verknüpft sind, die aber nur bei anomogener Vertheilung und unter bestimmten Bedingungen einen ablenkbaren elektrischen Strom liefern, so ist klar, dass auch in der Pflanze durch den Stoffumsatz (überhaupt durch die vitale Thätigkeit) nicht unbedingt eine nachweisbare elektrische Potentialdifferenz erzeugt werden muss, und dass diese durch eine autogene oder aitiogene Modification der Thätigkeit nicht unter allen Umständen modificirt wird. Allerdings dürfte sich bei einer Veränderung der Thätigkeit in der Regel eine gewisse Verschiebung der elektrischen Spannung einstellen, indess ist noch nicht näher untersucht, ob sich eine solche in allen Fällen nachweisen lässt.

Soweit nähere Untersuchungen vorliegen, scheint wenigstens eine weitgehende (transitorische oder bleibende) Veränderung der vitalen Thätigkeit mit einer transitorischen oder permanenten Verschiebung der elektrischen Potentialdifferenzen verknüpft zu sein[2]). Ein solcher Erfolg wird z. B. in sehr auffälliger Weise durch die Entziehung des Sauerstoffs, durch die Veränderung der Temperatur, durch Chloroform etc., sowohl bei diffuser Einwirkung, als auch dann hervorgerufen, wenn nur ein Theil des Stengels etc. den veränderten Bedingungen

---

1) Ein allmähliches Erlöschen des elektrischen Stromes beobachteten z. B. Ranke (Sitzungsb. d. Bayrischen Akad. 1892, p. 181) und Munk (Die elektrischen u. Bewegungserscheinungen im Blatte von Dionaea 1876, p. 43). Dass auch nach den plötzlichen Tödten in heissem Wasser oder Wasserdampf zunächst noch ein Strom ableitbar ist, fanden z. B. Velten (Bot. Zeitung 1876, p. 296) und O. Haake (Flora 1892, p. 467 Anm.). Wenn, wie Haake berichtet, dieser Strom am abgetödteten Stengel von Pisum in dampfgesättigter Luft schnell schwindet, durch Einlegen in Wasser aber von neuem erweckt wird, so muss der Grund wohl in einer Concentrationsdifferenz zu suchen sein, die durch die oberflächliche Auslaugung wieder hergestellt wird. Nach A. D. Waller (Centralbl. f. Physiol. 1901, Bd. 15, p. 480) ist der Tod durch Kälte von einer explosionsartigen elektrischen Action begleitet.

2) Es handelt sich hierbei um analoge Beziehungen, wie bei der Beeinflussung der Wachsthums- und Bewegungsthätigkeit (vgl. Bd. II, § 21, 77 u. s. w.), und es ist desshalb auch klar, dass sich eine bestimmte Grenze zwischen Ruhestrom und Actionsstrom nicht errichten lässt. Vgl. auch Biedermann, l. c. p. 331.

und Einwirkungen ausgesetzt wird. In dem zuletzt genannten Falle, ebenso bei localer Verletzung, machen sich nicht nur weitgehende Verschiebungen und Umkehrungen der elektrischen Potentialdifferenzen bemerklich, sondern diese treten nunmehr in Folge der ungleichen Inanspruchnahme und Thätigkeit auch zwischen solchen Stellen auf, die sich zuvor isoelektrisch (stromfrei) erwiesen hatten (vgl. II, p. 861).

Ein derartiges Verhalten zeigen auch ausgewachsene Organe, bei denen, sofern sie im übrigen unter constanten Bedingungen im dampfgesättigten Raum gehalten werden, durch die Sauerstoffentziehung etc. im wesentlichen nur die Stoffwechselthätigkeit modificirt wird. Bei der Beurtheilung der erheblichen Stromschwankungen, die bei der Reizbewegung des Blattes von Dionaea oder Mimosa u. s. w. bemerklich werden, sind natürlich auch die Krümmungsthätigkeit, sowie die mit dieser verknüpften Vorgänge (Wasserströmung u. s. w.) in Betracht zu ziehen.

Nach dem Gesagten ist es verständlich, dass man zwischen den symmetrischen Punkten eines Blattes, Stengels u. s. w., häufig keine Potentialdifferenz beobachtet, aber doch nur dann, wenn sich das Organ allseitig unter gleichen Bedingungen befindet, und wenn demgemäss die symmetrischen Stellen in gleicher Weise in Anspruch genommen sind. Andererseits können sich aber auch zwei morphologisch und functionell verschiedene Organe isopotential erweisen. Aus der Umkehrung des Stromes im normalen Leben oder unter bestimmten Aussenbedingungen folgt ferner, dass mit dem polaren Bau eines Organes keine fixe elektrische Polarität verknüpft ist. Weiter ist aus der Erfahrung, dass anscheinend von jedem Punkte eines lebendigen Organes[1], normalerweise oder unter veränderten Verhältnissen, ein elektrischer Strom abgeleitet werden kann, zu ersehen, dass der Organismus befähigt ist, an jeder Stelle eine elektrische Spannung zu schaffen. Auch geht aus dem Mitgetheilten hervor, dass alle Pflanzen nicht nur Wärme, sondern auch Elektricität zu produciren vermögen, während die Befähigung zur Production von Licht nur einzelnen Pflanzen zukommt (II, § 160).

In den vorausgegangenen Erörterungen ist zur Genüge gekennzeichnet, dass und warum sich die elektrische Spannung an der Oberfläche der Pflanze mit den inneren und äusseren Bedingungen verändert. Uebrigens ist die Potentialdifferenz immer nur gering, kann aber doch in günstigen Fällen an intacten und an verletzten Organen 0,1—0,14 Volt[2], also einen Werth erreichen, wie er am ruhenden Muskel für die Spannung zwischen Längs- und Querschnitt gefunden wird.

Ueber die Mengen von freier Elektricität, die in der Pflanze producirt und durch die (vermuthlich) im Inneren kreisenden Ströme (II, p. 861) befördert werden, lässt sich zur Zeit nichts sagen. Eine bestimmte Schlussfolgerung über

1) Ich sehe hier von den Fällen ab, in welchen die Epidermis abgestorben und vielleicht durch einen Korkmantel eine schlecht oder im trockenen Zustande kaum leitende Schicht gebildet ist.

2) Thatsachen, auch für intacte Pflanzen, z. B. in den Bd. II, p. 869 citirten Arbeiten von Müller-Hettlingen, Kunkel, Burdon-Sanderson, Haake u. s. w. Vgl. auch Biedermann, Elektrophysiologie 1895, p. 441.

diese Frage und die internen Ströme würde sich auch dann nicht ziehen lassen, wenn wir besser über die sicherlich differente Leitfähigkeit u. s. w. der verschiedenartigen Zell- und Gewebecomplexe aufgeklärt wären. Thatsächlich ist aber nur bekannt, dass auch den pflanzlichen Geweben ein hoher Leitungswiderstand zukommt, der wohl öfters, ebenso wie bei den thierischen Geweben, den Leitungswiderstand des Quecksilbers um das 1—2 millionfache übertrifft[1]). Ohne Frage wird der Widerstand in diesen Leitern zweiter Ordnung mit der Verkettung der Zellen, mit der Natur der imbibirenden Lösung u. s. w., also auch mit gewissen reactionellen Vorgängen (z. B. mit secretorischen Thätigkeiten, Injection von Intercellularen), Veränderungen erfahren. Es ist desshalb nicht auffallend, dass schon die vorübergehende Durchleitung eines kräftigen elektrischen Stromes den Leitungswiderstand transitorisch herabsetzt[2]). Wie schon früher (II, p. 861) angedeutet ist, muss der Leitungswiderstand auch einen gewissen Einfluss auf die Ausbildung der Spannung an der Oberfläche eines Pflanzenorganes haben, da diese im allgemeinen aus Zuleitung und Ableitung resultirt und demgemäss sinken wird, wenn z. B. der Leitungswiderstand in den zuführenden Bahnen steigt.

Abgesehen von den elektrischen Fischen, bei denen die intensiven Entladungen als Schutz- oder Angriffsmittel dienen, wissen wir zur Zeit nicht, ob die Elektricität in den vegetabilischen und animalischen Organismen mit Absicht auf bestimmte Ziele und Zwecke producirt wird, oder, wie die Wärme bei den poikilothermen Wesen (II, p. 831), nur als unvermeidliche Begleiterscheinung des Stoffumsatzes und der übrigen Vorgänge im Organismus zu Tage tritt. Denn die Erfahrungen, dass gewisse Organismen auf stärkere Ströme galvanotropisch reagiren (II, § 154, 118), gestatten nicht ohne weiteres die Schlussfolgerung, dass die schwächeren Eigenströme in der Pflanze und im Protoplasten zur Auslösung von orientirenden oder anderen Reizungen[3]) oder zum Transport von Ionen, also zum Stoffaustausch und zum Stofftransport (I, p. 88), nutzbar gemacht werden. Auch gewähren die anderweitigen Erfahrungen über die Beeinflussung der Thätigkeit durch Elektricität[4])

1) Vgl. z. B. Biedermann, l. c. p. 704; A. Kunkel, Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 333; T. I. Wjasemsky, Ueber den Einfluss d. elektrischen Ströme auf d. Leitungswiderstand der Pflanzengewebe 1901; G. Galeotti, Zeitschrift f. Biologie 1902, Bd. 43, p. 289. — Angaben über die Leitfähigkeit des nassen und trockenen Holzes finden sich z. B. bei E. Villari, Annal. d. Physik u. Chemie 1868, Bd. 133, p. 418; D. Mazotto, Bot. Jahresb. 1897, p. 92.

2) T. I. Wjasemsky, l. c. Ob der Erfolg, wie dieser Forscher (l. c. p. 26) annimmt, nur dadurch herbeigeführt wird, dass durch den Strom Wasser von den feuchten Elektroden in das Innere geführt wird, muss dahin gestellt bleiben. Jedenfalls muss die relativ hohe Impermeabilität der Cuticula etc. für Wasser und gelöste Stoffe einen hohen Einfluss auf die Leitfähigkeit (also auf die Wanderung der Ionen) haben, und unter Umständen kann die so erschwerte Leitfähigkeit bewirken, dass von der Epidermis, trotz der elektromotorischen Thätigkeiten in den unterliegenden Geweben, kein Strom ableitbar ist.

3) Natürlich kann jede, also auch die durch den elektrischen Strom erzielte anomogene Vertheilung eines Stoffes die Veranlassung von orientirenden oder anderweitigen Reizungen und Reizübermittelungen werden. Vgl. Bd. II, p. 825, 226 u. s. w.

4) Vgl. Bd. II, p. 122 und die in jüngster Zeit erschienenen Publikationen von

keine Anhaltspunkte, nach denen man mit einiger Wahrscheinlichkeit auf eine bestimmte Bedeutung der schwachen Eigenströme schliessen könnte. Indess ist nicht zu vergessen, dass schon durch schwache Ströme ansehnliche Reizerfolge und bei continuirlichem Wirken auch ansehnliche Leistungen vollbracht werden können (I, p. 88, 519 etc.). Andererseits würde man sich auf Grund der physikalisch-chemischen Erfahrungen geradezu darüber wundern müssen, wenn bei den besonderen Bedingungen und Verhältnissen, unter denen die Stoffwechsel- und Stoffwanderungsprocesse durchgeführt werden, freie Elektricität und elektrische Ströme nicht entständen.

Wie dem auch sei, jedenfalls sind die Stromschwankungen in dem ableitenden Bogen Folgen und Zeichen irgend einer autogenen oder aitiogenen Veränderung im Inneren der Pflanze. Somit können dieselben (ebenso wie die Licht- und Wärmeproduction und andere wahrnehmbare Vorgänge) auch dann als Indicien für die Realisirung einer internen Verschiebung dienen, wenn wir über den Entstehungsmodus der Elektricität und über die näheren Vorgänge, welche die Stromschwankung veranlassen, nicht orientirt sind. Da nun die Stromschwankungen sehr genau verfolgbar sind und sich schnell (also öfters vor der Bewegungsreaction etc.), sowie auch da einstellen, wo eine sichtbare Reaction nicht zu Stande kommt, so werden sie in dem besagten Sinne sicherlich viel ausgedehnter nutzbar gemacht werden können, als es bisher geschah.

Zu einer eingehenden Schilderung des formalen Verlaufs der Stromschwankungen haben wir ebensowenig Veranlassung, wie zu einer eingehenden Beschreibung der Eigenheiten des Verlaufs irgend einer Reizbewegung, da ein causales Verständniss durch die beste Kenntniss des formalen Geschehens nicht gewonnen wird[1]. Wir haben desshalb die Erfahrungen über die formale Gestaltung der Strom- und Spannungsverhältnisse nur soweit zu berücksichtigen, als es zur allgemeinen Charakterisirung der elektrischen Leistungen und zur Kennzeichnung des Zusammenhanges der Elektricitätsproduction mit anderen Vorgängen in der Pflanze geboten ist. Uebrigens gelten die allgemeinen Erörterungen (II, p. 363) über den Verlauf von Bewegungsreactionen im Princip auch für die durch einen Eingriff veranlassten Schwankungen in dem abgeleiteten elektrischen Strome, die natürlich im näheren nicht mit den Oscillationen u. s. w. bei den Bewegungsreactionen etc. übereinstimmen müssen.

Da wir hier die Eigenproduction von Elektricität behandeln, so haben wir (analog wie bei der Wärmeproduction) die Erfolge durch die äussere Einwirkung der Elektricität, die ohnehin schon mitgetheilt wurden (II, § 28, 118, 154), nur soweit zu berücksichtigen, als es zum Verständniss der Selbstproduction der Elektricität und der Bedeutung dieser nothwendig erscheint. Auch ist es für

---

H. Euler, Meddelanden från Stockholms Högskolas Botaniska Institut 1899, Bd. 2, sowie S. Lemström, Elektrokultur, deutsch von Pringsheim 1902.

1) »Leider muss man bekennen, dass, ungeachtet der zahllosen Arbeiten und Entdeckungen auf diesem so viel und gern durchforschten Gebiete, ein sehr auffälliger Widerspruch zwischen der Summe von Kenntnissen und Erscheinungen im Einzelnen und der fast gänzlichen Unkenntniss ihrer Bedeutung für die Function der betreffenden Gewebe hervortritt«, sagt Biedermann (l. c. p. 273) in Bezug auf die elektrophysiologischen Untersuchungen an animalischen Organismen.

uns nicht geboten z. B. die Eigenthümlichkeiten der Stromschwankungen etc. zu discutiren, die sich bei einer elektrischen Reizung, infolge der Polarisation etc., ergeben können.

Methodisches. Der Nachweis und die Messung der elektrischen Ströme und Spannungen in dem ableitenden Bogen geschieht mit den in der Thierphysiologie gebräuchlichen und in zahlreichen Untersuchungen zu einer hohen Vollkommenheit gebrachten Methoden. Unter Verweisung auf die bezügliche thierphysiologische Literatur[1]) bemerke ich nur, dass man am besten unpolarisirbare Pinselelektroden (vgl. Fig. 91 *e* und Fig. 87, p. 823) verwendet, bei welchen der abschliessende Thonpfropfen und der hervortretende Pinsel entweder mit Brunnenwasser oder mit einer 0,05 proc. Chlornatriumlösung angefeuchtet werden. Durch Erneuerung des Thons und durch häufiges Auswaschen des Pinsels hat man dafür zu sorgen, dass sich in diesem keine schädigende Menge von dem in der Glasröhre befindlichen Zinksulfat ansammelt. Um im dampfgesättigten Raum zu

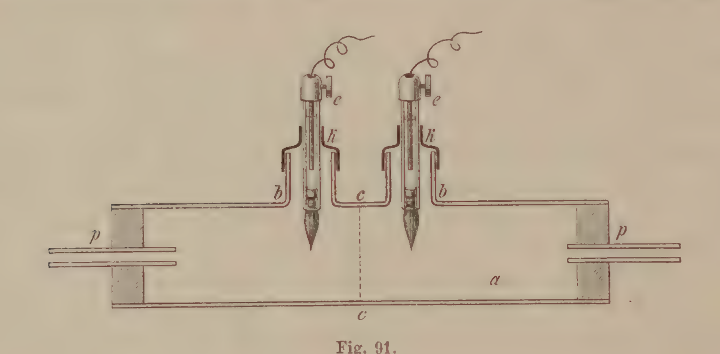


Fig. 91.

arbeiten und zugleich die Wirkung von Gasen u. s. w. prüfen zu können, brachte Haake[2]) die Versuchsobjecte in ein weiteres Glasrohr *a* (Fig. 91), das mit zwei Ansätzen (*b*) versehen war, durch die je eine Elektrode *e* mit Hilfe einer Kautschoukkappe *k* luftdicht und doch beweglich eingeführt wurde. Die durch die Pfropfen *p* geschlossene Glasröhre *a* gestattet die Luft durch Wasserstoff zu verdrängen oder die eingeschlossene Pflanze der Wirkung von Gasen und flüchtigen Körpern auszusetzen. Ist das Glasrohr aus zwei bei *c*—*c* übereinanderschiebbaren Hälften zusammengesetzt, so lässt sich mit Hilfe einer bei *c*—*c* anzubringenden Korkscheibe (die gedichtet wird) mittelst Cacaobutter ein Stengel, Blatt etc. so einführen, dass man z. B. die in die linke Hälfte des Glasrohrs *a* ragende Partie des Versuchsobjectes in Wasserstoff oder in die mit bestimmten Stoffen versehene Luft bringen kann. Will man aber die eine Hälfte eines Stengels etc. erwärmen

---

1) Siehe z. B. L. Hermann, Physiolog. Practicum 1898, p. 75; Biedermann, Elektrophysiologie 1895. Ferner die auf Pflanzen bezüglichen, Bd. II, p. 869 citirten Arbeiten von Burdon-Sanderson, Kunkel, Haake u. s. w. — Ueber unpolarisirbare Elektroden vgl. auch die Bd. II, p. 823 citirte Literatur. Da schon durch das Aufsetzen eines Wassertropfens, somit auch durch das Anlegen einer feuchten Elektrode, ein transitorischer Ausschlag verursacht wird (vgl. II, § 162), so hat man mit Vorsicht zu verfahren und dafür zu sorgen, dass nicht die eine Elektrode einen stärkeren Effect hervorruft als die andere.

2) Haake, Flora 1892, p. 461.

oder abkühlen, so führt man ihn durch eine bei c—c anzubringende Watteschicht.

Zur Controle des Stromes im ableitenden Bogen dient entweder ein empfindliches Spiegelgalvanometer oder wohl am besten das Lippmann'sche Capillarelektrometer, das bei Untersuchungen an Pflanzen z. B. von Kunkel, Haake, theilweise auch von Burdon-Sanderson u. A. angewandt wurde. Bei diesem Instrument wird bekanntlich die Verschiebung des Quecksilberfadens in der in verdünnter Schwefelsäure stehenden Capillare beobachtet, eine Verschiebung, die dadurch zu Stande kommt, dass beim Durchleiten eines elektrischen Stromes eine Veränderung der Capillaritätsconstante eintritt[1]). Bei Verwendung einer engen Capillare und eines genügend vergrössernden Ablesemikroskopes[2]) lassen sich Spannungsänderungen von weniger als 0,0005 Volt verfolgen. Auch können sogar sehr schnelle Stromschwankungen mit Hilfe der photographischen Methode registrirt werden[3]). Die Spannungsintensität wird in der üblichen Weise durch Compensation ermittelt oder auch durch die Bestimmung des Drucks, durch den die Quecksilberkuppe in die Ausgangslage zurückgeführt wird.

§ 162. Fortsetzung.

Die Existenz eines ableitbaren elektrischen Stromes wurde von Becquerel, Wartmann, Buff u. A.[4]) an verletzten Pflanzentheilen entdeckt, und dann von Burdon-Sanderson und Munk am unverletzten Blatte von Dionaea, von Kunkel, Müller-Hettlingen, Haake u. A.[5]) an zahlreichen intacten Pflanzen nachgewiesen. Nach den vorliegenden Erfahrungen scheint es schliesslich keine

---

1) Siehe z. B. Hermann, l. c p. 93; Ostwald, Hand- u. Hilfsbuch f. physikochemische Messungen 1893, p. 247; L. Hermann und Gildemeister, Pflüger's Archiv f. Physiologie 1900, Bd. 81, p. 491.

2) Zum Ablesen kann das Bd. II, p. 22 abgebildete Instrument benutzt werden.

3) Siehe O. Langendorff, Physiol. Graphik 1891, p. 90; Garten, Abhdlg. d. Math.-physisch. Klasse d. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. 1901, Bd. 26 u. s. w.

4) Becquerel, Annal. d. chim. et d. physique 1851, III. sér., Bd. 31, p. 40; Wartmann, Bot. Ztg. 1851, p. 308; Buff, Annal. d. Chem. u. Pharmac. 1854, Bd. 89, p. 76; Heidenhain, Studien d. physiol. Instituts zu Breslau 1861, Heft 1, p. 104; Hermann, Pflüger's Archiv f. Physiologie 1871, Bd. 4, p. 155; Ranke, Sitzungsb. d. Bayrisch. Akademie 1872, p. 181; Velten, Bot. Ztg. 1876, p. 273.

5) J. Burdon-Sanderson, Proceedings of the Royal Society 1876—77, Bd. 25, p. 411; Philosophical Transactions 1882, Part 1; 1888, Bd. 179, p. 417; Biologisch. Centralbl. 1882, Bd. 2, p. 481; 1889, Bd. 9, p. 1; H. Munk, Die elektrischen u. Bewegungserscheinungen am Blatte von Dionaea 1876; A. J. Kunkel, Pflüger's Archiv f. Physiolog. 1881, Bd. 25, p. 342; Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1878, Bd. 2, p. 1, 333; J. Müller-Hettlingen, Pflüger's Archiv f. Physiolog. 1883, Bd. 31, p. 193; O. Haake, Flora 1892, p. 455; B. Klein, Bericht. d. botan. Gesellsch. 1898, p. 335; R. Dubois, Centralbl. f. Physiolog. 1899, Bd. 13, p. 699; A. Waller, Proceedings of the Physiologic. Society 30 Juni 1900 und 9. Nov. 1901; Proceedings of the Royal Soc. 1900, Bd. 67, p. 129; Centralbl. f. Physiolog. 1901, Bd. 15, p. 480; A. Tompa, Beihefte z. Botan. Centralbl. 1902, Bd. 12, p. 99; L. Querton, Institut Solvay, Travaux d. Laboratoire d. Physiolog. 1902, Bd. 5, Fasc. 2, p. 81; Botan. Centralbl. 1903, Bd. 92, p. 145. [A. B. Plowmann, Botan. Centralbl. 1903, Bd. 93, p. 61.] — Die etwas phantastischen Auffassungen von R. Keller (Reibungselektrische Untersuch. an pflanzlichen Geschlechtsorganen 1902) können nicht berücksichtigt werden.

einigermaassen ansehnliche Pflanze zu geben, bei der nicht schon im intacten Zustand zwischen irgend zwei Punkten der Oberfläche eine Potentialdifferenz nachweisbar ist. Eine solche, die Haake (l. c.) auch an dem einzelligen Internodium von Nitella beobachtete, dürfte öfters bei Caulerpa und anderen grossen, einzelligen Algen u. s. w. zu finden sein.

Eine generelle Gesetzmässigkeit für die Vertheilung der Spannungen scheint aber auch bei Constanz der Aussenbedingungen nicht zu bestehen. Denn wenn z. B. in der Regel die symmetrischen Punkte eines Sprosses oder Blattes sich isopotential erweisen[1]), und wenn die Blattrippe sich (nach der Stromrichtung im ableitenden Bogen) in der Regel positiv gegen das Mesophyll verhält, so giebt es doch auch Ausnahmen[2]). Ein übereinstimmendes Verhalten hat sich auch nicht bei dem Vergleich zwischen den noch wachsthumsthätigen und ausgewachsenen Partieen ergeben, deren Spannungsverhältnisse sich zudem mit der Entwickelung ändern können.

Wenn auch bekannt war, dass bei der Auslösung der schnellen Reizbewegung bei Dionaea etc., sowie in Folge von Verletzungen oder Temperaturwechsel, Stromschwankungen und Stromverschiebungen eintreten, so wurde doch erst von Haake (l. c.) gezeigt, dass sich solche stets einstellen, wenn die Stoffwechselthätigkeit durch die Veränderung der Aussenbedingungen genügend modificirt wird (vgl. II, p. 862).

So wird nach Haake[3]) durch die **Entziehung des Sauerstoffs** (bei Constanz aller übrigen Bedingungen) immer eine gewisse und zumeist eine ansehnliche Verschiebung der Spannungsverhältnisse hervorgerufen. Kam das ganze Versuchsobject in Wasserstoff, so nahm in der Regel der Ausschlag am Elektrometer ab und ging zuweilen in die entgegengesetzte Richtung über. Bei localisirter Entziehung des Sauerstoffs (vgl. II, p. 868) pflegte aber eine Vergrösserung des Ausschlags einzutreten, gleichviel ob diejenige Partie, welche in die Wasserstoffatmosphäre kam, bis dahin den positiven oder den negativen Pol vorgestellt hatte. Mögen nun immerhin weitgehende Abweichungen von diesen Regeln[4]) gefunden werden, so geht doch aus diesen Erfahrungen hervor, dass bei der physiologischen Elektricitäsproduction die Sauerstoffathmung, bezw. die mit dieser verketteten Processe, eine hervorragende Rolle spielen, dass aber freie

---

1) Ueber die Isopotentialen u. s. w. am Blatte siehe z. B. Kunkel, l. c.; Haake, l. c. p. 483; Munk, l. c. p. 37.

2) Vgl. z. B. Kunkel, l. c. 1878, p. 2; Haake, l. c. p. 458; Klein, l. c. p. 336.

3) Haake, l. c. p. 467. Ueber die Methodik siehe Bd. II, p. 868. — Ueber einige Versuche mit Sauerstoffentziehung bei animalischen Objecten vgl. Biedermann, l. c. p. 402. — Ueber die intramoleculare Athmung siehe Bd. I, § 99, 102. Dass nicht etwa die durch die Production und den Verbrauch bedingten Gasbewegungen die elektrischen Spannungen erzeugen, ist leicht einzusehen und bei Haake dargelegt.

4) Eine Steigerung des Ausschlags bei allseitiger Sauerstoffentziehung wurde von Haake (l. c. p. 470) bei der Keimpflanze von Vicia faba beobachtet. Ob dieses damit zusammenhängt, dass bei dieser Pflanze (vgl. Bd. I, p. 545) bei der intramolecularen Athmung ebensoviel, von den Cotyledonen sogar mehr Kohlensäure erzeugt wird, als bei der normalen Athmung, muss dahingestellt bleiben.

Elektricität auch durch die intramoleculare Athmung und diejenigen Processe erzeugt wird, welche nach Ausschluss des freien Sauerstoffs vor sich gehen. Mit der Feststellung dieser allgemeinen Causalbeziehungen ist natürlich noch keine nähere Einsicht in die einzelnen maassgebenden Vorgänge gewonnen. Da es sich aber bei der normalen und intramolecularen Athmung etc. um complicirte und veränderliche Processe handelt, so begreift man, dass bei rechtzeitiger Wiederzufuhr des Sauerstoffs zu den noch lebendigen Pflanzen das Elektrometer nicht immer genau in die frühere (normale) Lage zurückkehrt, und dass im sauerstofffreien Raume vielleicht keine fixe Einstellung angenommen wird. In beiden Fällen ist aber der Uebergang in die neue Gleichgewichtslage mit ansehnlichen Oscillationen des Elektrometers verknüpft.

Die Stromänderungen, welche bei einer **Erhöhung oder Erniedrigung der Temperatur** im ableitenden Bogen auch dann eintreten, wenn sich ein ausgewachsenes Organ im dampfgesättigten Raum befindet, dürften in der Hauptsache durch die mindestens quantitative Verschiebung der Athmungs- und Stoffwechselthätigkeit herbeigeführt werden[1]. Speciell dann, wenn nur die eine Hälfte eines Sprosses etc. erwärmt oder abgekühlt wurde (vgl. II, p. 868), stellte sich bei den Versuchen Haake's (l. c. p. 476) als Regel heraus, dass die wärmere Hälfte einen Spannungszuwachs im positiven Sinne erfuhr, dass also der Ausschlag am Elektrometer zunahm oder abnahm, je nachdem durch diesen positiven Zuwachs die zuvor vorhandene Spannungsdifferenz vergrössert oder verringert wurde.

Dass die Spannungsverhältnisse auch durch die mit der **Kohlensäureassimilation** verknüpften Processe modificirt werden, und dass demgemäss bei einem Beleuchtungswechsel in den chlorophyllhaltigen Organen eine erhebliche Stromschwankung eintritt, wurde bereits von Haake (l. c. p. 477) und Klein (l. c.) erkannt. Nach den Beobachtungen Waller's (Proceedings of the Royal Soc. 1900, p. 134) und Querton's (l. c. p. 110) pflegt die Beschattung der einen Hälfte eines Blattes zur Folge zu haben, dass sich von dieser in dem ableitenden Bogen der Strom nach der beleuchteten Hälfte bewegt. Jedoch wurden bei Tropaeolum und Matthiola Abweichungen von dieser Regel gefunden. Die stärkste elektromotorische Beeinflussung wurde denn auch, von den zuletzt genannten Forschern, hinter einer Lösung von Kaliumbichromat, also in derjenigen Spectralhälfte beobachtet, die am meisten bei der Kohlensäurezersetzung leistet (I, § 60).

Die elektrischen Spannungsänderungen, welche in lebensthätigen Pflanzen durch **Chloroform, Aether**[2] und vermuthlich durch verschiedene chemische Agentien hervorgerufen werden, dürften wohl ebenfalls durch irgend eine Beeinflussung der Stoffwechselthätigkeit zu Stande kommen.

---

1) Allerdings sind hierbei auch die Veränderung des Leitungswiderstands und einige andere Factoren in Betracht zu ziehen.

2) Querton, l. c. 1902, p. 119; Haake, l. c. p. 480. — Einige Beobachtungen über den Einfluss chemischer Agentien auf animalische Organismen bei Biedermann, l. c. p. 302, 408.

Ausserdem muss die **Fortbewegung des Wassers** in capillaren Räumen und in den Membranen in der Pflanze ebensogut eine elektromotorische Wirkung ausüben, wie in todten Massen[1]). Jedoch tritt diese Elektricitätsquelle (analog wie bei der Wärmeproduction II, p. 830) bei der Pflanze zumeist derart zurück, dass sie practisch nicht oder doch nur in untergeordneter Weise in Betracht kommt. Denn Haake (l. c. p. 462, 481) beobachtete, gleichviel ob der Strom vom Blatt oder vom Stengel abgeleitet wurde, keinen oder nur einen geringen Ausschlag am Elektrometer, als er in dem Versuchsobject durch Einleiten oder Sistiren der Transpiration eine Wasserbewegung hervorrief, bezw. diese ausschaltete. Ja selbst dann, als dieser Forscher eine angewelkte Pflanze durch Einpressen von Wasser ziemlich schnell in den turgescenten Zustand zurückführte, war in dem vom Stengel abgeleiteten Strom nur eine geringe Schwankung zu bemerken.

Da die normalen Potentialdifferenzen auch bei den in dampfgesättigter Luft befindlichen Pflanzen gefunden werden, so kann ohnehin die Annahme Kunkel's (l. c. 1878, 1881) nicht richtig sein, nach der in der Pflanze die gesammte freie Elektricität durch die mechanische Energie der Wasserbewegung gewonnen wird. Diese Auffassung wird auch keineswegs durch die Argumente Kunkel's gestützt, unter denen dieser Autor besonderen Werth auf die (auch von Haake l. c. p. 457 bestätigte) Thatsache legt, dass der an einem Blatte von der Rippe zum Mesophyll abgeleitete Strom transitorisch umgekehrt wird, wenn man auf das Mesophyll einen Wassertropfen setzt. Denn da diese Reaction ebenso bei einem mit Wasser gesättigten Blatt eintritt, so muss man vielmehr schliessen, dass die Ursache nicht, wie Kunkel will, in der durch die Wasseraufnahme bedingten Wasserbewegung zu suchen ist[2]). Ferner ist es noch unentschieden, ob die Stromschwankungen, die bei dem schnellen Beugen eines Sprosses beobachtet werden, wie Kunkel annimmt, durch die Wasserbewegung oder durch andere Vorgänge hervorgerufen werden.

So wird z. B. ein kräftiges Biegen oder Drücken, falls es etwa interne Zerreissungen erzeugt, wie eine jede Verwundung wirken (II, p. 873). Zudem ist es nicht unmöglich, dass durch mechanische Eingriffe irgend welche Reactionen (Stoffwechselprocesse etc.) ausgelöst werden, ohne dass eine wahrnehmbare Bewegungsreaction ausgeführt wird. Stellt sich aber eine solche ein[3]), so

---

1) Ueber Strömungsströme, elektrische Endosmose etc. vgl. z. B. Winkelmann, Handbuch d. Physik 1893, Bd. III, 1, p. 493, 504. [Ueber elektrische Endosmose vgl. auch G. Bredig, Zeitschr. f. Elektrochemie 1903, Bd. 9, p. 738.]

2) Die Frage, in wie weit Concentrationsänderungen oder Modificationen des Leitungsvermögens oder andere Factoren eine Rolle spielen, ist noch nicht erledigt. — Da die elektrischen Potentialdifferenzen sich auch bei Pflanzen finden, in denen keine Plasmaströmung thätig ist, und da dieselben durch das Sistiren der Plasmaströmung nicht wesentlich modificirt werden, so kann diese bei der Production von Elektricität nicht entscheidend betheiligt sein. Vgl. Velten, l. c. p. 295; Haake, l. c. p. 480; G. Hörmann, Studien ü. d. Protoplasmaströmung bei den Characeen 1898, p. 72.

3) A. Tompa (l. c. p. 116) sucht zwar die Angabe von Waller (Proceedings of the Physiological Society 9. Nov. 1901; Centralbl. f. Physiolog. 1901, Bd. 15, p. 480) zu widerlegen, dass locale Stösse etc. eine Stromschwankung verursachen, jedoch dürfte die Frage durch die angestellten Experimente noch nicht entschieden sein, Vgl. auch T. Bose, Journ. of Linn. Soc. Botany 1902, Bd. 35, p. 275.

sind, wenigstens am Blatte von Dionaea und vermuthlich auch bei analog reagirenden Objecten, die elektrischen Stromschwankungen schon vor dem Beginn der Krümmungsbewegungen zu erkennen. Demgemäss sind diese Stromschwankungen nicht von der Wasserbewegung abhängig, die erst mit der Krümmungsreaction realisirt wird, und die dann vielleicht in erheblichem Grade als elektromotorische Kraft wirksam wird.

Dionaea muscipula. In dem Blatte dieser Pflanze (vgl. Fig. 57, Bd. I, p. 364), in dem während des Ruhezustandes ähnliche elektrische Spannungsverhältnisse bestehen, wie in den Blättern anderer Pflanzen (II, p. 870), treten bei einer mechanischen Reizung, wie Burdon-Sanderson (l. c.) und Munk (l. c.) zeigten, sehr ansehnliche Stromschwankungen ein. Aus den mit den feinsten technischen Hilfsmitteln ausgeführten Untersuchungen von Burdon-Sanderson[1]) geht hervor, dass nach einem momentanen, schwachen Inductionsschlag die Schwankung des elektrischen Stromes im ableitenden Bogen schon nach 0,04 Sec. bemerklich wird, während die Bewegungsreaction (II, p. 436) erst nach einer Latenzzeit von 1 Sec. einsetzt und sich dann (d. h. die Schliessungsbewegung) im Verlaufe von ca. 5—6 Sec. abwickelt (Temperatur 20 C.). Jedoch kann durch einen genügend schwachen Inductionsschlag auch erzielt werden, dass wohl die elektrische Schwankung, aber nicht die Bewegungsreaction eintritt. Durch diese elektrische Reaction wird also angezeigt, dass sich in dem Blatte von Dionaea (vermuthlich auch im Blatte von Mimosa etc.) als nächste Folgen der Reizung irgendwelche Reactionen (möglicherweise chemische Processe) einstellen, durch deren Verlauf dann erst die mechanische Action ausgelöst wird. Dass sich aber diese primären Auslösungen schnell ausbreiten, ergiebt sich wiederum aus der Fortpflanzungsschnelligkeit der Stromschwankungen. Denn diese machen sich bei einer localen Reizung des Blattes an einem 10 mm entfernten Punkte nur 0,05 Sec. später bemerklich, werden also mit einer Schnelligkeit von ca. 200 mm in 1 Sec. fortgeleitet (vgl. II, p. 231). Näher gehen wir hier auf den Verlauf der elektrischen Schwankungen nicht ein, die übrigens viel Aehnlichkeit mit denjenigen haben, die bei einer Reizung animalischer Objecte beobachtet werden (vgl. Biedermann, l. c. p. 466).

Sehr ansehnliche elektrische Stromschwankungen treten nach Kunkel[2]) auch bei der Reizung des Blattes von Mimosa pudica ein, bei dem während der Ruhezeit eine ansehnliche Potentialdifferenz zwischen der Oberseite des primären Gelenks und dem sich positiv verhaltenden Dorn besteht.

Durch eine **Verwundung** wird stets eine gewisse reactionelle Thätigkeit erweckt, die, wie früher (II, § 155) erwähnt worden ist, u. a. durch die Steigerung der Athmungsthätigkeit (I, p. 576) und der Wärmeproduction (II, p. 841), sowie durch verschiedenartige Vorgänge bemerklich wird, die auf die Wundheilung und die Ausgleichung der internen Störung abzielen. Es kann also nicht überraschen, dass die partielle oder totale Durchschneidung sowie eine locale Quetschung eine erhebliche Stromänderung im ableitenden Bogen veranlassen. Nach den bereits (II, p. 869) citirten Untersuchungen von Hermann, Ranke, Velten und Kunkel scheint in der Regel die verwundete Stelle negativ (bezw. negativer)

---

1) Eine ausführliche Zusammenfassung bei Biedermann, l. c. p. 455.

2) Kunkel, l. c. 1878, p. 11; R. Dubois, Centralbl. f. Physiol. 1899, Bd. 13, p. 699.

gegen die intacte Partie zu werden. Demgemäss lässt sich nunmehr ein Strom auch an einem Stengelstück ableiten, bei dem dieses vor der Verwundung nicht möglich war[1]. Da somit in den durchschnittenen Organen verhältnissmässig ansehnliche Potentialdifferenzen bestehen, so ist es begreiflich, dass die Läsionsströme zuerst entdeckt wurden[2].

Beim Durchschneiden eines stromlosen Stengels wird nach den Untersuchungen von Hermann, Ranke, Velten, Kunkel (in Bezug auf den Strom im ableitenden Bogen) die Wundfläche (Querschnittfläche) negativ gegen die intacte Mantelfläche (Aussenfläche, Seitenfläche). An dieser verhält sich aber eine jede dem Querschnitt nähere Stelle negativ gegen eine entferntere Stelle. Jedoch erstreckt sich der Wundreiz nur auf eine gewisse Entfernung, so dass nach Kunkel (l. c. 1878, p. 6) an einem zuvor isoelektrischen Stengelstück zumeist keine Potentialdifferenz zu bemerken ist, wenn beide Punkte, an welche die Elektroden angelegt werden, mehr als 5—6 cm von der Schnittfläche entfernt sind. Da sich nun bei einem herausgeschnittenen Stengelstück dasselbe Spannungsverhältniss von den beiden Querschnittsflächen aus herstellt, so wird annähernd in der Mitte zwischen diesen, in der Aequatorialzone, gegenüber einer jeden der beiden Querschnittsflächen die höchste und zugleich dieselbe Potentialdifferenz bestehen. Setzt man aber die Elektroden rechts und links und in gleiche Entfernung von der Aequatorialzone, also an den isopotentialen Zonen an, so wird man keinen abgeleiteten Strom beobachten. An einem solchen Stengelstück bestehen also ähnliche Spannungsvertheilungen, wie sie für Muskelcylinder bekannt und in sehr eingehender Weise untersucht sind[3].

Diese Uebereinstimmung findet sich aber nur, so lange die Mantelfläche des Stengels nicht verletzt ist. Denn wenn auch nur die Epidermis abgezogen wird, tritt nach Ranke[4] und Velten (l. c.) sofort die umgekehrte Stromrichtung ein, so dass nunmehr der Strom im ableitenden Bogen vom Querschnitt zum Längsschnitt fliesst. Eine solche Umkehrung des Stromes kann sich nach Hermann (l. c.) mit der Zeit auch an Stengelstücken einstellen, deren Mantelfläche unverletzt blieb, und die zunächst dieselbe Spannungsvertheilung wie ein Muskelcylinder zeigten.

Ausnahmen von diesen Regeln sind übrigens bekannt und werden sicher noch vielfach gefunden werden. So beobachtete u. a. Ranke (l. c. p. 197), dass an dem Blatt- und Blüthenstiel von Nymphaea alba der Strom, vor und nach dem Wegschneiden der Epidermis, von dem Querschnitt zum Längsschnitt (nach der Mantelfläche) ging, während nach Velten (l. c. p. 291) an dem Stengel von Nasturtium officinale der von der Mantelfläche nach dem Querschnitt gerichtete Strom auch nach dem Wegschneiden der Epidermis fortbesteht.

Bei der Verwundung stellen sich die besagten Potentialdifferenzen sofort ein,

1) Vgl. Bd. II, p. 861, 869. — Nach Tompa (Beiheft z. botan. Centralblatt 1902, Bd. 12, p. 117) ist der Läsionsstrom auch an verletzten, lufttrockenen, Samen nachweisbar.

2) Wenn in einem unverletzten Organe kein Strom ableitbar ist, so können desshalb doch im Innern Ströme kreisen (vgl. auch II, p. 861), die aber z. B. im ruhenden Muskel nicht vorhanden sind. Vgl. Biedermann, l. c. p. 288.

3) Vgl. Biedermann, l. c. p. 275. Auch am Querschnitt des Stengels findet sich eine analoge Vertheilung der Potentialdifferenzen.

4) Ranke (l. c.) nennt den von der intakten Mantelfläche abgeleiteten Strom den falschen, den von der verletzten Mantelfläche abgeleiteten Strom den wahren Pflanzenstrom.

und man bemerkt desshalb augenblicklich einen Ausschlag am Elektrometer, wenn man, wie es Kunkel (l. c. p. 6) that, die Elektroden anlegt und dann in der Nähe der einen den Stengel etc. durchschneidet. Bis dahin ist aber noch nicht entschieden, ob diese momentanen Stromschwankungen nur durch eine rein physikalisch-chemische oder, analog wie bei der Reizung des Blattes von Dionaea (II, p. 873), durch eine physiologische Reaction herbeigeführt werden, die in diesem Falle nicht mit der Auslösung einer Krümmungsbewegung verknüpft wäre. So lässt sich auch nicht sagen, ob diese primären Stromveränderungen schon ein Indicium für die physiologische Reaction sind, durch deren fernere Entwickelung die Athmung und die Wärmeproduction, und zwar am stärksten in der Nähe der Wunde, gesteigert werden (I, p. 577; II, p. 841).

Auch lassen die vorliegenden Untersuchungen unentschieden, ob und in wie weit sich die Spannungsverhältnisse mit dem allmählichen Verlauf und in Abhängigkeit von den genannten Reactionen verschieben. Beachtenswerth ist, dass die Stromverschiebungen auch dann in der angedeuteten Weise eintreten, wenn die Elektrode gar nicht mit der Schnittfläche in Berührung kommt, und wenn diese sogleich mit Wasser abgespült wird. Da aber nach Kunkel (l. c. 1878, p. 7) locales Beugen etc. ebenfalls ein Negativwerden der in Anspruch genommenen Stelle verursacht, so ist auch die Frage aufzuwerfen, ob diese Stromverschiebung und der Läsionsstrom auf dieselbe Weise zu Stande kommen, ob also ein Verletzen und Abtödten von Zellen keine integrirenden Bedingungen sind. Mit diesen Hinweisen sollten nur einige Gesichtspunkte angedeutet werden, durch deren weiteren Verfolg es wohl gelingen dürfte, die Causalität der Läsionsströme etwas näher aufzuklären. Natürlich ist bei diesen Bestrebungen zu beachten, dass mit der Beseitigung der Oberhaut auch die bisherigen Leitungswiderstände modificirt werden.

Kapitel XVI.

Ausblick auf die in der Pflanze angewandten energetischen Mittel.

§ 163. Uebersicht.

Wie früher (I, § 1) erörtert wurde, ist die vitale Thätigkeit von der Realisirung der Stoffwechselthätigkeit abhängig, durch welche nicht nur die nothwendigen Baustoffe gebildet, sondern auch die für den Betrieb unerlässlichen, energetischen Mittel geschaffen werden. Mit der Constatirung dieses Causalzusammenhanges ist aber natürlich noch keine nähere Einsicht in die Mittel und Wege gewonnen, durch welche die chemische Energie im Dienste des Organismus nutzbar gemacht wird, sowie ja auch aus dem Factum, dass die Dampfmaschine durch die Verbrennung von Kohlen betrieben wird, nicht unmittelbar zu

ersehen ist, in welcher Weise durch die activirte chemische Energie die Maschine selbst und alle die verschiedenartigen Mechanismen in Gang gesetzt werden, die in einer Fabrik von der Dampfmaschine abhängen, und die demgemäss zum Stillstand kommen, wenn das Feuer unter dem Dampfkessel erlischt.

Bei einem derartigen durchsichtigen mechanischen Getriebe ist leicht zu übersehen, dass die mechanischen Leistungen, trotz der Abhängigkeit von der chemischen Energie, nicht direct durch diese, sondern durch die Vermittlung des gespannten Dampfes erzielt werden, der durch die Wärme erzeugt wird, welche durch die Transformation der activirten chemischen Energie entsteht. Die actuelle Energie der Dampfmaschine kann aber wiederum durch Aufpumpen von Wasser in ein Bassin in potentielle Energie, oder mit Hilfe einer Dynamomaschine in elektrische Energie, oder vermittelst dieser (durch Elektrolyse) in chemische Energie, also in Energieformen umgesetzt werden, durch die sogleich oder (nach der Aufspeicherung) erst fernerhin einzelne Partialfunctionen in dem verketteten Gesammtgetriebe einer Fabrik vollbracht werden. Ebenso folgt aus der Abhängigkeit des vitalen Getriebes von der Stoffwechselthätigkeit nicht, dass die mechanischen Leistungen des Organismus direct durch chemische Energie erzielt werden. Wie weit solches geschieht, ist keineswegs aufgeklärt, wohl aber steht es fest, dass ansehnliche und wichtige Actionen des Organismus zunächst durch osmotische Energie oder durch Oberflächenenergie ausgeführt werden.

Durch die Existenz und die realisirte Thätigkeit des Organismus (ebenso des Mechanismus) können dann wiederum Energiemittel gewonnen werden, die im Betriebsstoffwechsel oder unabhängig von diesem nutzbar gemacht werden. Eine solche Einführung von Energie liegt immer vor, wenn ein Thier durch seine Eigenthätigkeit die Beute erjagt, oder wenn in dem Chlorophyllapparat der Pflanze die Energie der Sonnenstrahlen zur Bereitung von Zucker, also zum Gewinn von Nahrung und nutzbarer chemischer Energie, verwandt wird. Ausserdem sind z. B. osmotische Leistungen auch durch Stoffe erzielbar, die gar nicht in den generellen Betriebsstoffwechsel gerissen, aber durch die Eigenschaften und Thätigkeiten des Organismus aufgenommen und local angehäuft werden. Die Transpiration ist ferner ein Beispiel dafür, dass unabhängig von dem Stoffwechsel eine Potentialdifferenz entsteht, durch welche die Wasserbewegung in der Pflanze hervorgerufen wird, der ebenfalls eine functionelle Bedeutung in dem Gesammtgetriebe der Pflanze zukommt.

Sachgemäss hat man, wie das auch bei der Besprechung der einzelnen physiologischen Vorgänge geschah, zunächst nach den näheren Factoren zu suchen, durch welche ein Geschehen bedingt und erzielt wird (vgl. I, p. 4). Nunmehr ist es aber geboten, unter Vernachlässigung der besonderen Eigenthümlichkeiten, einen allgemeinen Ausblick auf die energetischen Mittel zu werfen, mit deren Hilfe die mannigfachen Leistungen der Pflanzen ausgeführt werden. Bei einer solchen Betrachtung, bei der naturgemäss die energetische Seite in den Vordergrund tritt, ist aber wohl zu beachten, dass die Form der Leistung ebensowohl im Organismus wie im Mechanismus stets von dem Bau, d. h. von der Anordnung und Verkettung der Theile in dem maschinellen Systeme, abhängt, und dass demgemäss durch dasselbe Energiemittel sehr verschiedenartige Erfolge erzielt werden können. Ein causales Verständniss der Leistungen des Organismus

(und ebenso eines Mechanismus) ist demgemäss, wie wiederholt betont wurde (vgl. z. B. Bd. I, § 1), nur bei gleichzeitiger Berücksichtigung aller maassgebenden Factoren möglich, also weder durch die alleinige Controle der betheiligten Energiemittel und Energietransformationen, noch durch die alleinige Beachtung der stofflichen Veränderungen zu gewinnen. Es ist aber selbstverständlich, dass auch alles physiologische Geschehen mit einer Bethätigung von Energie (mit einem Energieumsatz, einem Energiestrom) verknüpft ist, da es ohne eine Bethätigung von Energie überhaupt kein Geschehen giebt. Demgemäss ist mit jedem Geschehen, also auch mit jedem chemischen Process, stets ein energetisches Problem verknüpft.

Als physiologische Leistungen betrachten wir die Gesammtheit des Geschehens, das durch die Thätigkeit des Organismus innerhalb und ausserhalb desselben vollbracht wird. Wir erblicken also physiologische Leistungen nicht nur in den internen und externen mechanischen Vorgängen (Ortsbewegungen, Wachsen, Stofftransport etc.), sondern auch in der Erzeugung von Wärme, Licht und Elektricität, sowie in der Production von Stoffen, die zum Aufbau oder zu anderen Zwecken dienen.

Abgesehen von den locomotorischen Bewegungen, die den meisten vegetabilischen Organismen abgehen, dürften die Leistungen bei den Pflanzen im allgemeinen ebenso ansehnlich ausfallen, wie bei den Thieren. Denn auch die wachsenden Pflanzen vermögen, wenn sich ihnen ein Widerstand entgegenstellt, eine gewaltige Aussenarbeit zu vollbringen (II, § 35, 128). Die nicht sicher bemessbaren inneren Arbeitsleistungen bei dem Wachsthum des Ganzen und der einzelnen Theile mögen bei Pflanzen und Thieren im Durchschnitt ähnliche Werthe erreichen, sind aber sicherlich, auf die Gewichtseinheit und Zeiteinheit bezogen, bei einem schnell wachsenden Bacterium (II, p. 18) ansehnlicher, als bei einem langsam wachsenden Thiere. In der That fällt bei schnell arbeitenden Bacterien und Pilzen auch die Athmungsthätigkeit und die von dieser abhängige Wärmeproduction verhältnissmässig grösser aus, als bei höheren Thieren (I, p. 526; II, § 156). Die Lichtproduction, die nur bei gewissen animalischen und vegetabilischen Organismen in Frage kommt, sowie die schwache Elektricitätsproduction erfordern wohl immer nur einen verhältnissmässig geringen Energieaufwand. Gegenüber den Thieren haben aber die chlorophyllführenden Pflanzen die Fähigkeit voraus, durch die Nutzbarmachung der Sonnenstrahlen eine ansehnliche Transformation der strahlenden Energie in chemische Energie auszuführen.

Wenn nun auch die physiologische Thätigkeit in erster Linie auf die Bethätigung und den Umsatz der chemischen Energie basirt ist, so kommen doch für den Betrieb von einzelnen Actionen, allerdings in einem verschiedenen Grade, schliesslich alle Energiearten in Betracht, die in der Natur eine Rolle spielen[1]). Es wurde schon darauf hingewiesen, dass in der Pflanze eine wichtige Rolle vielfach der osmotischen Energie zufällt, die wir als eine besondere Erscheinungsform der Volumenergie, d. h. derjenigen Energieart ansehen können, die sich durch Volumen und Druck bethätigt, und welche auch die

1) Allerdings ist eine Bethätigung der magnetischen Energie im Organismus noch nicht nachgewiesen. Vgl. Bd. II, p. 122. Dagegen kommt die elektrische Energie jedenfalls in Betracht, wenn auch über deren specielle Bedeutung im Organismus noch nichts näheres bekannt ist. Vgl. Bd. II, § 161, 162.

Diffusion von Massentheilchen herbeiführt[1]). Auch der Flächen- oder Oberflächenenergie wurde schon gedacht, auf der die Oberflächenspannung, die Capillarerscheinungen, die Imbibition und Quellung, sowie (sofern nicht chemische Reactionen vorliegen) die Adsorption beruhen. Denn als Flächenenergie fassen wir alle Energiebethätigungen an der Berührungsfläche von flüssigen oder festen Körpern (bezw. zwischen beiden) zusammen, gleichviel ob sich diese an der freien Oberfläche des Ganzen oder an der Grenzfläche der sichtbaren oder unsichtbaren Theile und Theilchen im Innern eines Körpers abspielen[2]).

Werden aber Leistungen durch Auskrystallisiren oder durch eine andersartige Ausscheidung oder durch die Aenderung des Aggregatzustandes (Gefrieren des Wassers etc.) vollbracht, so kann man diese Erfolge wohl als Bethätigungen der Ausscheidungs- oder Krystallisationsenergie ansehen. Jedoch ist nicht zu verkennen, dass man diese auf Ausscheidungsenergie beruhenden Leistungen, je nach den obwaltenden Verhältnissen und der Art und Weise der Anschauung, wohl auch als Bethätigungen der Volumenergie oder der chemischen Energie oder der Oberflächenenergie auffassen kann[3]).

Die Form der actuellen Energie oder Bewegungsenergie tritt uns in allen Bewegungsvorgängen entgegen. Durch die Arbeitsleistung dieser Bewegungsenergie oder anderer Processe kann dann wiederum potentielle Energie (Distanzenergie) geschaffen werden, die u. a. in allen Haut- und Gewebespannungen gegeben ist und durch deren Activirung z. B. die Reizbewegungen des Blattes von Mimosa, die Schnellbewegungen der aufspringenden Früchte etc. herbeigeführt werden. Ebenso wird durch die selbstthätige Hebung der Masse eines wachsenden Sprosses potentielle Energie geschaffen, die wiederum activirt wird, wenn der abgeschnittene oder der sich selbstthätig abtrennende Spross in Folge der Massenanziehung der Erde zu Boden fällt.

Auch wenn man fernerhin Veranlassung haben sollte, weitere Energiearten (Erscheinungsformen der Energie) zu unterscheiden, so bleibt doch in jedem Falle die Thatsache bestehen, dass alle Energieformen wechselseitig transformirbar sind, dass also, wie es das Princip der Erhaltung der Energie aussagt, die (auf dasselbe Maass bezogene) Energie in allem Wechsel und Wandel weder vermehrt noch vermindert wird. Das gilt ebenso für diejenige Energie, mit welcher der Organismus wirthschaftet. Denn einmal scheidet diese Energie mit dem Tode wieder aus dem lebendigen Verbande, während der Lebensthätigkeit aber wird diejenige Energie im vitalen Getriebe nutzbar gemacht, welche der Organismus aus der leblosen Umgebung bezieht. Da in Folge der besonderen Anordnungen und Verkettungen in maschinellen Systemen mit den üblichen Energiemitteln die verschiedenartigsten Leistungen ausführbar sind, so ist man auch nicht genöthigt anzunehmen, dass die mannigfachen Leistungen des Organismus nur mit besonderen Energiemitteln erzielbar seien[4]). Der Umstand

---

1) Ueber die verschiedenen Energiearten siehe z. B. Ostwald, Grundriss d. allgem. Chemie III. Aufl., 1899, p. 247; Lehrb. d. allgem. Chemie II. Aufl., 1893, Bd. II, Th. 1, p. 11. In Bezug auf Organismen siehe Pfeffer, Studien zur Energetik d. Pflanzen 1892, p. 159.

2) Vgl. Bd. I, p. 63.

3) Vgl. Pfeffer, l. c. 1892, p. 163, sowie dieses Buch, Bd. II, § 164.

4) Vgl. z. B. Bd. I, § 1; Bd. II, § 39.

aber, dass sich der Organismus vermöge seiner realisirten Thätigkeit selbstthätig fortbaut, und dass den losgelösten Keimen die Befähigung zukommt, dasselbe Spiel zu wiederholen, ermöglicht es, dass die Nachkommen die von Aussen gebotenen Nährstoffe und Energiemittel immer wieder in derselben Weise nutzbar machen. Demgemäss wird die Art auch unverändert fortbestehen, wenn einmal die Baustoffe des Urahnen vollständig durch die aus dem bezogenen Rohmaterial formirten Bausteine ersetzt sind, wenn also in einem Nachkommen keines derselben Atome und keine Spur derselben Energiequantität zu finden ist, welche bei dem Bau und dem Betrieb des Urahnen betheiligt waren.

Alle diese Erörterungen gelten in principieller Hinsicht ebenso für die verschiedenartigen Auslösungen, die zwar nicht die Leistungen vollbringen, ohne deren Nutzbarmachung und Mithilfe die Lenkung des regulatorischen Getriebes des Organismus (aber auch eines complicirten Mechanismus) unmöglich wäre [1]. Denn wenn jede beliebige Disproportionalität zwischen der auslösenden Wirkung und der ausgelösten Energie bestehen kann, so setzt doch auch die Auslösung immer einen gewissen Energieaufwand voraus, gleichviel ob es sich um die Production eines auslösenden Stoffes (Enzyms etc.) oder um einen andersartigen Auslösungsvorgang handelt [2]. Uebrigens ist an verschiedenen Stellen dargethan, dass mit Hilfe der regulatorischen Lenkung des Getriebes ebensowohl eine langsame und continuirliche, als auch eine plötzliche, transitorische Bethätigung der energetischen Mittel, oder auch eine localisirte Sistirung eines bestimmten Energieumsatzes erzielbar ist.

Eine eingehende Untersuchung über die energetischen Verhältnisse in den Pflanzen veröffentlichte ich in meinen Studien zur Energetik der Pflanzen 1892, auf welchen das hier Gesagte beruht. Uebrigens ist in diesem Buche bei der Besprechung der einzelnen Vorgänge in der Pflanze stets auch den energetischen Beziehungen Rechnung getragen.

§ 164. Die energetischen Factoren.

Nach den allgemeinen Erörterungen (§ 163) soll nun in grossen Zügen die Bedeutung der hauptsächlich in Betracht kommenden Energiearten erläutert werden, insbesondere mit Rücksicht auf die mechanischen Leistungen, die in und durch den Organismus vollbracht werden.

Wir wenden uns zunächst zur **osmotischen Energie**, also zu einem besonderen Fall der Volumenergie (II, p. 877), die sich immer bethätigt, wenn auf irgend eine Weise eine anomogene Vertheilung eines gelösten Stoffes geschaffen ist. Denn damit ist eine Potentialdifferenz gegeben, die analog wie bei der anomogenen Vertheilung eines Gases, die Diffusion und, sofern der gelöste Stoff (bezw. das Gas) die Wandung des umschliessenden Gefässes nicht passiren

---

1) Auf die Auslösungsprocesse gehen wir hier nicht ein, da wir nur die energetischen Mittel im Auge haben, durch welche die Leistungen vollbracht werden.

2) Ueber Auslösungsvorgänge u. s. w. siehe z. B. Bd. I, § 3.

kann, einen (osmotischen) Druck gegen die Wandung verursacht, der, ebenso wie bei Gasen, durch die Zahl der Molecüle in der Volumeinheit bestimmt wird [1]).

Eine Diffusionsbewegung muss natürlich aus rein physikalischen Gründen (also ohne jede weitere Bethätigung des Organismus) stets eintreten, wenn irgendwie und irgendwo (durch locale Production oder Consumirung eines Stoffs u. s. w.) eine Concentrationsdifferenz erzeugt wird. Dagegen ist die osmotische Druckspannung ein Mittel, dessen sich der Organismus zwar vielfach, aber doch nicht allgemein bedient, um bestimmte Leistungen zu vollbringen. Denn, wenn z. B. in einem Gymnoplasten ein erheblicher osmotischer Druck entstände, würde eine Zersprengung unvermeidlich sein (I, p. 119), während in den hautumkleideten Zellen in der Regel ein erheblicher und oft ein sehr hoher osmotischer Druck nothwendig ist, um die Zelle in den normalen, actionsfähigen Zustand zu versetzen (I, § 24; II, § 33). In diesem ist folglich die Zellhaut durch die Arbeitsleistung der osmotischen Energie gedehnt und gespannt, und demgemäss tritt Verkürzung, also Activirung der potentiellen Energie ein, wenn der Turgor durch Tödtung der Zelle, durch Plasmolyse oder durch physiologische Processe ganz oder theilweise aufgehoben wird [2]). Durch eine plötzliche physiologische Turgorsenkung werden unter anderm die auffälligen Reizbewegungen der Staubfäden der Cynareen, der Blätter von Mimosa u. s. w. verursacht, die sich wiederholen können, weil nach jeder Reaction die frühere Turgorspannung selbstregulatorisch wiederhergestellt wird (II, p. 374, 446). Auch die Pulsation der Vacuolen wird, wenigstens zum Theil, durch die physiologische Variation der Turgorspannung erzielt (II, § 139).

Um aber in einer wachsenden Zelle die Turgorspannung, trotz der Volumzunahme des Zellsaftes, auf gleicher Höhe zu erhalten, ist eine entsprechende regulatorische Production von osmotisch wirksamen Substanzen unerlässlich (I, p. 121, 518; II, p. 32). Uebrigens wird bei dem sog. plastischen Wachsen der Zellhaut die nöthige Arbeitsleistung durch die Turgorenergie vollbracht (II, p. 30). Stösst aber der wachsende Pflanzentheil gegen einen Widerstand, so wird der ansehnliche Aussendruck und die erhebliche Arbeit bei dem Fortschieben des Widerstands dadurch erzielt, dass die Zellwand in regulatorischer Weise entspannt und auf diese Weise die osmotische Energie gegen die Widerlage gelenkt wird (II, § 35, 128).

Durch eine derartige Wirkung der activen gegen die passiven Gewebe werden auch in einem Gewebeverband Spannungen erzielt (II, p. 38, 67), die bei plötzlicher Activirung zu Schnellbewegungen führen können, wie sie unter anderm bei dem Aufspringen der Früchte von Impatiens, Momordica etc. beobachtet werden (II, § 106). Während auch in diesen Fällen die potentielle Energie durch die physiologische Arbeitsleistung des Organismus erzeugt wird, liegt eine rein physikalische Action des gegebenen (physiologischen) Apparats vor, wenn die Verminderung der osmotischen Spannung durch Wasserver-

---

1) Ueber den Turgor und das osmotische System in der Zelle u. s. w. siehe Bd. I, § 24.

2) Ueber die Intensität dieser Spannungen und die Grösse der Dehnung vgl. auch Bd. II, § 17, 18.

dampfung (Welken) oder durch die Einwirkung einer Salzlösung herbeigeführt, bezw. durch Wasserzufuhr wieder rückgängig gemacht wird. Durch eine solche physikalische Action kann natürlich, ebensogut wie durch die physiologische Contraction der Staubfäden der Cynareen, des Blattgelenkes von Mimosa oder eines Muskels, eine entsprechende Leistung vollbracht und durch Wiederholung des Processes eine ansehnliche Aussenarbeit geleistet werden[1]).

Aus den vorstehenden Andeutungen geht zur Genüge hervor, dass die osmotische Energie immer nur als eines der energetischen Mittel in Betracht kommen kann, das in Abhängigkeit vom Gesammtgetriebe und durch die Vermittlung dieses in regulatorischer Weise zur Erzielung bestimmter Leistungen im Dienste des Organismus verwandt wird. Diese Nutzbarmachung setzt ohnehin die Existenz der Zelle (d. h. des osmotischen Apparates) und ausserdem das Vorhandensein und die Ansammlung der osmotisch wirkenden Substanz voraus, die im allgemeinen durch die Stoffwechselthätigkeit formirt und in der Zelle angehäuft wird.

Jedoch steht die osmotische Leistung in keinem bestimmten (constanten) Verhältniss zu dem Aufwand an Energie bei der Bildung und Anhäufung des wirkenden Stoffes[2]). Denn die osmotische Leistung ist ganz und gar durch die gegebenen, physikalischen Bedingungen bestimmt, erreicht also bei gleicher Zahl der Molecüle denselben Werth, gleichviel ob der wirkende gelöste Körper mit einem grossen oder geringen Energieaufwand erzeugt wurde, ob also z. B. die chemischen Processe, die zu seiner Bildung führten, unter positiver oder negativer Wärmetönung verliefen. Auch kommt derselbe osmotische Druck zu Stande, wenn der wirkende Stoff gar nicht in dem Stoffwechsel gebildet, sondern direct von Aussen bezogen und in irgend einer Weise, mit oder ohne eine active Thätigkeit des Organismus, in die Zelle geschafft wurde[3]). Ebenso ist es einerlei, ob der wirkende Stoff direct im Athmungsprocess oder in einem anderen Process entstand. So werden z. B. bei der hydrolytischen Spaltung der unlöslichen Stärke durch ein Enzym lösliche, also osmotisch wirksame Zuckerarten gebildet, und die osmotische Leistung wird verdoppelt, wenn durch die Invertirung des Rohrzuckers die doppelte Anzahl von Zuckermolecülen entsteht[4]). Durch die umgekehrten Processe, überhaupt dann, wenn die Molecülzahl vermindert wird, oder wenn eine unlösliche Verbindung entsteht, wird natürlich die osmotische Wirkung verringert oder aufgehoben.

Ebenso wie eine comprimirte Gasmasse vermag auch die in einer Zelle eingeschlossene, gelöste Substanz nur eine begrenzte Arbeitsleistung zu vollbringen, da mit der Volumzunahme der wachsenden Zelle die Lösung verdünnt wird, und demgemäss der osmotische Druck (in derselben Weise wie bei der Ausdehnung der Gase) abnimmt[5]). Die Erhaltung des osmotischen Druckes und

1) Pfeffer, Studien zur Energetik 1892, p. 236.

2) Pfeffer, l. c. p. 170, 172, 196 etc.

3) Ueber verschiedene Ursachen der Turgorschwankung vgl. Bd. II, p. 376, 453.

4) Ueber die zum Theil sehr geringen Wärmetönungen bei derartigen Spaltungen vgl. Bd. II, p. 846 und die dort citirte Literatur.

5) Ueber die Arbeitsleistungen bei dem Ausdehnen der Gase ist das Nöthige in den Lehrbüchern der Physik zu finden. Vgl. auch Rodewald, Bericht. d. botan. Gesellschaft 1892, p. 83. Aus den im Text Gesagten ist zu ersehen, dass die Annahme

der hiervon abhängigen Arbeitsfähigkeit in der wachsenden Zelle erfordert also einen entsprechenden Nachschub von osmotisch wirkender Substanz, der thatsächlich durch die regulatorische Lenkung der Productionsthätigkeit erzielt wird (II, p. 880).

Bei einer Arbeitsleistung durch die osmotische Energie (z. B. bei der plastischen Vergrösserung der Zellwand, bei dem Fortschieben eines Widerstands etc.) wird aber, in analoger Weise wie bei der Arbeitsleistung durch die Ausdehnung eines Gases, Wärme in Arbeit umgesetzt. Da dieses aber bekanntlich durch einen endothermen Vorgang geschieht, der Abkühlung und damit eine Ausgleichung der Temperaturerniedrigung durch Uebergang von Wärme aus der Umgebung zur Folge hat, so ist es für die Realisirung der osmotischen Arbeitsleistungen im Organismus ohne Belang, ob die Pflanze selbstthätig Wärme producirt oder nicht, ob also die Pflanze etwas wärmer oder (in Folge der Transpiration) etwas kühler ist als die Umgebung [1]. Uebrigens wird auch durch die Transpiration unter Abkühlung, also durch Ueberführung von Wärme in Arbeit, eine Potentialdifferenz geschaffen, durch welche die welke Pflanze bei Zufuhr von Wasser zu Arbeitsleistungen befähigt wird.

Aus dem Mitgetheilten ist leicht zu ersehen, dass die energetische Leistungsfähigkeit eines Stoffes nicht schlechthin durch seine Verbrennungswärme bemessen wird [2], und dass die Reihenfolge der Umwandlungen für die Ausnutzung im Dienste des Organismus nicht gleichgiltig ist. Denn einmal hängt die osmotische Leistung von der Zahl der Molecüle, aber in keiner Weise von dem Gehalt an chemischer Energie ab, der durch die Verbrennungswärme bemessbar ist, und demgemäss kommt die osmotische Leistungsfähigkeit auch allen denjenigen löslichen Körpern zu, die nicht weiter verbrennbar sind. Ferner wird ein Stoff in höherem Grade physiologisch nutzbar gemacht, wenn er erst verathmet wird, nachdem er zuvor zu osmotischen Leistungen benutzt worden ist. Soll aber durch einen Körper gleichzeitig ein (bleibender) osmotischer Druck und eine möglichst hohe Wärmebildung erzielt werden, so wird es am vortheilhaftesten sein (da die Kohlensäure entweicht), wenn die physiologische Verbrennung nur bis zur Bildung von solchen nichtflüchtigen Stoffen fortschreitet, denen bei möglichst geringer Verbrennungswärme eine hohe osmotische Leistung zukommt. So würde z. B., wenn 1 Molecül Glycose bei der Oxydation 3 Molecüle Oxalsäure liefert, die osmotische Leistung verdreifacht und doch zugleich der grösste Theil der disponibeln chemischen Energie in Wärme verwandelt werden [3].

Rodewald's nicht richtig ist, nach der der mechanische Werth der Verbrennungswärme eines Körpers immer ansehnlicher sein muss, als seine osmotische Leistungsfähigkeit, und dass Körper, die in der Zelle nicht zerspalten werden, keine osmotische Arbeit leisten können. Bei dieser letzteren Annahme ist unter anderm auch übersehen, dass Stoffe voraussichtlich auch durch eine active Bethätigung des Organismus eine Anhäufung in einer Zelle erfahren können.

1) Pfeffer, l. c. p. 170. — Wir lassen hier ausser Acht, dass sich der osmotische Druck mit der Temperatur in demselben Verhältniss verändert wie der Gasdruck.

2) Abgesehen davon, dass die physiologische Bedeutung eines Stoffes von dessen chemischer Qualität abhängt.

3) Pfeffer, l. c. p. 173, 197; Rodewald, l. c.

Durch die **Oberflächenenergie** (II, p. 878) wird bekanntlich die Gestaltung von Flüssigkeitstropfen beherrscht (II, § 137). Jedoch ist, wie früher (II, p. 715, 727) dargethan wurde, noch nicht entschieden, ob und in wie weit z. B. die amöboiden Bewegungen und die Protoplasmaströmung durch die selbstthätige Variation der Oberflächenspannung (eventuell in Verbindung mit Cohäsionswechsel und anderen Factoren) erzielt werden, und ob z. B. bei dem Zustandekommen der Vacuolenpulsation (II, p. 732) Variationen der Oberflächenspannung mitwirken. Ebenso ist noch nicht aufgeklärt, in wie weit regulatorische Veränderungen der Oberflächenspannung benutzt werden, um die mannigfachen Gestaltungs- und Bewegungsvorgänge im Inneren des Protoplasten auszuführen (II, § 140).

Die an der Oberfläche entwickelte Flächenenergie ist indess nicht im Stande, bei einem festen Körper eine Formänderung zu bewirken. Da aber mit der Zerlegung eines Körpers in kleine Partikel die Oberfläche gewaltig vergrössert wird, tritt unter diesen Umständen die Oberflächenenergie in den Vordergrund, und es ist desshalb zu verstehen, dass sich bei einem quellungsfähigen Körper das Wasser (oder eine andere Flüssigkeit) mit sehr grosser Energie zwischen die kleinen und kleinsten Theilchen eindrängt und diese auseinander treibt[1]). Uebrigens wurde schon früher darauf hingewiesen, dass es sich bei der Adsorption von Wasser oder gelösten Stoffen um Vorgänge handelt, die auf dem Grenzgebiet von Chemie und Physik liegen[2]). In der That wird man z. B. gewisse Adsorptionsvorgänge, je nach der Auffassung, als physikalische oder chemische Processe ansehen können. Ferner mögen manche Quellungen in derselben Weise zu Stande kommen wie die sog. festen Lösungen (I, p. 60).

Es wurde auch bereits früher (I, § 12) angedeutet, dass die Quellung, überhaupt die Oberflächenenergie, auf verschiedene Weise modificirt wird, und dass durch die Quellung gewaltige Leistungen vollbracht werden können. Factisch ist aber z. B. noch nicht sichergestellt, ob und in welcher Weise die Bewegungen der Cilien u. s. w. durch die Oberflächenenergie vermittelt werden (II, p. 719). In jedem Falle steht aber die physiologische Bethätigung der Oberflächenenergie in analoger Abhängigkeit von dem Gesammtgetriebe, wie die Leistungen durch die osmotische Energie (II, p. 882). Es ist auch ohne weiteres klar, dass der energetische Aufwand bei der Production eines Körpers, sowie der chemische Energieinhalt eines Stoffes keinen Maassstab für den mechanischen Werth der Leistungen abgeben können, die dieser Körper durch die Variation der Oberflächenspannung etc. zu vollbringen vermag. Uebrigens sind die Imbibitionsbewegungen der Grannen von Erodium etc. (II, § 106) Beispiele dafür, dass durch die Entziehung des Quellungswassers (durch Transpiration etc.) ansehnliche Bewegungen erzielt werden und zugleich die Schaffung einer Potentialdifferenz, die ermöglicht, dass bei der Wiederzufuhr des Imbibitionswassers mit grosser Energie eine Bewegung ausgeführt wird.

---

1) Ueber Quellung u. s. w. vgl. Bd. I, § 12.
2) Bd. I, p. 63; Pfeffer, Studien z. Energetik 1892, p. 178.

§ 165. Fortsetzung.

Chemische Energie. Aus den vorausgegangenen Betrachtungen ist zu ersehen, dass durch die Production und Anhäufung von Stoffen, also vermittelst des chemischen Umsatzes (des chemischen Energiewechsels), in mannigfacher Weise Potentialdifferenzen geschaffen werden, die den Organismus befähigen, Arbeitsleistungen mit Hilfe der osmotischen- oder der Oberflächen-Energie zu vollbringen[1]). Bei diesen und anderen Vorgängen kann dann auch durch endotherme Processe Wärme in Arbeit verwandelt werden. Durch die Production von (freier) Wärme und die hierdurch erzeugte calorische Potentialdifferenz wird dagegen wohl eine Abgabe der Wärme an die Umgebung verursacht, aber keine physiologische Thätigkeit erweckt, durch welche (analog wie bei der Dampfmaschine) Wärme in Arbeit transformirt wird.

In wie weit mechanische Leistungen direct durch die chemische Energie vollbracht werden, ist auch in rein physikalischer Hinsicht noch nicht genügend aufgeklärt. Indess darf man wohl die Zerreissungen und Zusammenfügungen der Molecüle bei chemischen Umsetzungen als Arbeitsleistungen durch die Bethätigung der chemischen Energie ansprechen. Eine directe Arbeitsleistung durch chemische Energie kann man ferner dann annehmen, wenn ein Körper, unter Ueberwindung und Fortschieben der entgegentretenden mechanischen Widerstände, durch den chemischen Process gebildet und zur Ausscheidung gebracht wird[2]). Ein solcher Vorgang lässt sich freilich auch als eine Bethätigung der Ausscheidungsenergie (der Volumenergie, vgl. II, p. 877) ansehen, und zu dieser Auffassung wird man dann genöthigt. wenn die Production des Stoffes und die Arbeitsleistung durch die Ausscheidung des erzeugten Stoffes zeitlich oder auch räumlich getrennt vor sich gehen, gleichviel ob die Eindrängung und Ausscheidung durch Auskrystallisiren, durch Adsorptionswirkung, durch die von dem Bestehenden ausgehenden Affinitäten oder auf andere Weise veranlasst und ausgeführt wird. Wie dem auch sei, jedenfalls spielen derartige Vorgänge im Organismus eine grosse Rolle. Denn wenn das Protoplasma und seine Organe wachsen, so geschieht dieses dadurch, dass neue Massentheile incorporirt werden. Hierbei handelt es sich aber offenbar um complicirte Processe, bei denen voraussichtlich chemische Umsetzungen, Oberflächenenergie (incl. Adsorption), chemische Affinitäten des Bestehenden u. s. w. in verschiedener Weise zusammenwirken und auf diese Weise erzielen, dass das Hinzukommende sich entweder den schon bestehenden Organelementen (oder Molecülcomplexen) anlagert oder einlagert (II, p. 29). Ebenso handelt es sich bei dem Intussusceptionswachsthum der Zellhaut um Processe, bei denen auch die von den schon bestehenden Hauttheilen ausgehenden Wirkungen eine wesentliche

---

1) Ich sehe hier von der elektrischen Energie ab, da es noch nicht entschieden ist. ob und in wie weit diese in der Pflanze zu Leistungen nutzbar gemacht wird. Vgl. Bd. II, § 161, 162.

2) Siehe Pfeffer, Studien zur Energetik 1892, p. 174.

Rolle spielen (II, p. 30). Uebrigens ist bekannt und auch schon erwähnt, dass durch derartige Eindrängungen, mögen sie durch chemische Energie, oder durch Adsorptionsenergie oder Ausscheidungs-Energie bedingt sein, sehr hohe mechanische Leistungen erzielbar sind (I, p. 63; II, p. 29).

Da sich der Pflanzenkörper annähernd auf die Temperatur der Umgebung einstellt, so hat die physiologische Wärmeproduction keine entscheidende formale Bedeutung. Denn für das Gedeihen ist es nicht wesentlich, ob die Pflanze 0,2 C. wärmer ist als die Luft, und factisch entwickelt sich die Pflanze auch dann normal, wenn sie in Folge der abkühlenden Wirkung der Transpiration vorübergehend oder dauernd ein wenig kühler ist, als das umgebende Medium (vgl. II, p. 831). Wenn nun auch die Sauerstoffathmung wohl stets mit einer Wärmeproduction verknüpft ist, so kann man doch nicht fordern, dass eine solche unter allen Umständen für das Fortkommen einer Pflanze nothwendig ist, und es wurde bereits (II, p. 845) darauf hingewiesen, dass möglicherweise auch anaerobe Organismen existiren, deren Betriebsstoffwechsel als Gesammtsumme eine negative Wärmetönung ergiebt. Factisch kann man auf Grund unserer derzeitigen Erfahrungen nicht behaupten, dass das Fortkommen einer Pflanze ohne Wärmeproduction im Betriebsstoffwechsel unmöglich sei. Für alle die physiologischen Wirkungen aber, die durch die Vermittelung der producirten Stoffe erzielt werden, muss es einerlei sein, ob die chemischen Processe, aus denen diese Körper hervorgingen, unter negativer oder positiver Wärmetönung verliefen. Vielleicht sind aber die mit positiver Wärmebildung verknüpften Umsetzungen thatsächlich ökologisch vortheilhafter, weil im Allgemeinen am leichtesten die unter Wärmebildung verlaufenden chemischen Reactionen eintreten, d. h. diejenigen, bei denen unter Austritt von Wärme die Gesammtentropie zunimmt[1].

Unter allen Umständen ist aber der Stoffwechsel (der chemische Energiewechsel) aus den schon angeführten Gründen eine unerlässliche Voraussetzung für die Realisirung und die Fortdauer der vitalen Thätigkeit, die erfahrungsgemäss auch im ausgewachsenen Organismus zum Stillstand kommt, wenn der Betriebsstoffwechsel aufhört. Bildlich kann man diese im Organismus obwaltenden Beziehungen etwa mit einer Fabrik vergleichen, in der alle Arbeitsleistungen durch ein und dieselbe Dampfmaschine betrieben werden, in der also die Arbeitsthätigkeit und die Arbeitsbefähigung aufhören, sobald das Feuer unter dem Kessel der Dampfmaschine erlischt. So lange aber diese im Gang ist, bleiben die mit der Maschine verketteten Wellen und Transmissionen auch dann in Thätigkeit, bleibt also die Befähigung zu Arbeitsleistungen auch dann erhalten, wenn in der Fabrik die disponible Betriebsenergie während kürzerer oder längerer Zeit nicht zu den normalen Arbeitsleistungen benutzt wird. Falls dann in diesem Zustand die Energie, die zur Ueberwindung der Widerstände im maschinellen System aufgewandt wird, durch Reibung etc. in Wärme übergeht, wird die in dem ganzen Systeme (einschliesslich der Dampfmaschine) entwickelte Wärmemenge mit derjenigen übereinstimmen, die durch die Verbrennung der Kohle geliefert wird.

Der continuirliche Umsatz und der Verlust an chemischer Energie im Be-

1) Pfeffer, l. c. p. 188.

triebsstoffwechsel erfordert natürlich, dass sowohl bei der aeroben, als auch bei der anaeroben Thätigkeit einmal die hemmende Anhäufung der Zerfallsproducte vermieden wird (I, p. 493), und dass ferner geeignetes Betriebsmaterial in zureichender Menge in den Organismus gelangt, gleichviel ob dasselbe von Aussen aufgenommen oder im Organismus durch die photosynthetische Ausnutzung der Energie der Sonnenstrahlen aus Kohlensäure und Wasser gebildet wird. Es ist aber von hohem Interesse, dass zwar in der Regel, jedoch nicht ausnahmslos, organische Kohlenstoffverbindungen verathmet werden. Denn bei den Nitrit- und Nitratbacterien wird durch die Oxydation von Ammoniak oder Nitrit, bei den Schwefelbacterien durch die Oxydation von Schwefel und Schwefelwasserstoff auf chemosynthetischem Wege einmal die nöthige organische Nahrung hergestellt und ausserdem vielleicht die gesammte generelle Betriebsenergie gewonnen [1]). Wenn dieses zutrifft, wenn also die organischen Kohlenstoffverbindungen im wesentlichen zu Bauzwecken, die genannten anorganischen Körper aber zum Gewinn der Betriebsenergie benutzt und verarbeitet werden, so ist wohl zu erwarten, dass gerade durch das Studium derartiger Organismen ein tieferer Einblick in diese besonderen, aber doch zusammengreifenden Functionen gewonnen werden kann (vgl. Bd. I, p. 552).

Durch die nähere Berücksichtigung dieser Organismen wird sich, worauf ebenfalls schon hingewiesen wurde, vielleicht auch die Frage entscheiden lassen, ob bei der Athmung dauernd Eiweissmolecüle etc. zertrümmert und regenerirt werden, oder ob schon durch die feine Vertheilung im Protoplasma die Bedingungen für die physiologische Oxydation hergestellt werden [2]). Die bisherigen Erfahrungen gestatten keine bestimmte Entscheidung, doch ist nicht einzusehen, warum die Realisirung und die physiologische Bethätigung der Athmung nicht in der zuletzt genannten Weise möglich sein soll. Der Umstand, dass bei dem anaeroben Leben der Hefe, der Buttersäurebacterien etc. die zureichende Betriebsenergie aus der intracellularen Zerspaltung des Zuckers stammt, die durch ein isolirbares Enzym bewirkt wird [3]), spricht dafür, dass die in dem Protoplasma vertheilten Zuckermolecüle (ohne chemische Bindung) zertrümmert werden.

In wie weit in dem verwickelten und in correlativer Verkettung arbeitenden Getriebe des Organismus die einzelnen Arbeitsleistungen durch chemische, osmotische, Oberflächen-Energie etc. vollbracht werden, ist nicht sicher ermittelt. Aber auch dann, wenn direct durch die chemische Energie keine Arbeit oder nur ein kleiner Bruchtheil derselben geleistet wird, so bleibt doch der Umsatz der chemischen Energie in dem (aeroben oder anaeroben) Betriebsstoffwechsel die erste und unerlässliche Bedingung für die Bethätigung des Lebens (vgl. Bd. I, p. 578). Ebenso sind alle Arbeitsleistungen einer Fabrik von der durch die

---

1) Vgl. Bd. I, § 50, 63 u. p. 531. Ferner A. Nathansohn, Mittheil. a. d. zoolog. Station zu Neapel 1902, Bd. 15, p. 655, nach dessen Studien keine Kohlensäure im Athmungsprocess gewisser aerober Bacterien gebildet wird, die ihre Kohlenstoffnahrung mit Hilfe der Oxydation von Thiosulfat chemosynthetisch formiren.

2) Vgl. Bd. I, p. 552, 578; Nathansohn, l. c. p. 678.

3) Siehe Bd. I, p. 559, sowie die neueren Forschungen, die bei Buchner, Die Zymasegährung 1903, zusammengestellt sind.

Verbrennung der Kohle activirten chemischen Energie auch dann abhängig, wenn diese durch die Vermittelung der Dampfmaschine zunächst in elektrische Energie transformirt wird, mit deren Hilfe dann erst die einzelnen Mechanismen in Gang gesetzt werden[1]). Uebrigens ist die ausgedehnte Ausnutzung der chemischen Energie im Organismus und in der Technik desshalb besonders zweckentsprechend, weil jene eine ausgezeichnete, leicht activirbare Dauerform und zudem eine besonders concentrirte Form der Energie vorstellt, die es gestattet, in einem kleinen Raum einen grossen nutzbaren Energievorrath unterzubringen.

Durch die Kenntniss der Differenz zwischen dem calorischen Werthe der activirten chemischen Energie und der in einem Organismus oder in einem Maschinengetriebe real entstehenden Wärmesumme wird natürlich nur angezeigt, wie viel von der activirten chemischen Energie schliesslich nicht in Wärme transformirt wurde. Damit ist aber nichts über die vielleicht sehr mannigfaltigen Operationen und Transformationen ausgesagt, die durchlaufen wurden, und die sowohl in einem Mechanismus, wie in einem Organismus, auch dann durchlaufen werden können, wenn endlich die gesammte oder fast die gesammte activirte chemische Energie in Wärme übergeführt wird.

Das Wesen des Innengetriebes kann also nicht einfach durch calorimetrische Untersuchungen aufgedeckt werden, obgleich diesen bei dem Studium bestimmter Fragen ein hervorragender Werth zukommt[2]). Allerdings ist bei solchen Studien eine sehr grosse Genauigkeit selbst dann nicht zu erreichen, wenn die entstehende Wärmemenge sehr exact bestimmbar ist. Denn eine genaue Ermittelung des Wärmewerthes der activirten chemischen Energie ist zumeist nicht möglich, weil sich einmal die Qualität und Quantität der Stoffe, die der Verbrennung anheimfallen, nicht correct präcisiren lässt, und weil die Oxydation nicht immer gleichweit fortschreitet, so dass sich die activirte chemische Energie aus dem Verbrauch von Sauerstoff und der Production von Kohlensäure nicht exact berechnen lässt[3]).

Andererseits sind wir nicht im Stande, direct den Wärmewerth der mechanischen und anderweitigen Leistungen im Organismus mit genügender Sicherheit festzustellen. Beachtet man ferner das hohe mechanische Aequivalent der Wärme, so ist es klar, dass selbst eine sehr ansehnliche Arbeitsleistung im Organismus oder durch den Organismus nur eine geringe Abnahme der Wärmeproduction zur Folge haben wird. Jedoch ist schon (II, p. 885) angedeutet worden, dass unter Umständen die gesammte in dem lebensthätigen Organismus activirte chemische Energie in der Form von Wärme auftreten kann. Ein solches Resultat wurde in der That von Rodewald mit Aepfeln und Kohlrabi in Versuchen erhalten, die allerdings der Natur der Sache nach mit gewissen Fehler-

---

1) Vgl. II, p. 876. Die Herstellung von nutzbaren Potentialdifferenzen macht es begreiflich, dass im Mechanismus, und ebenso im Organismus, einzelne Partialfunctionen eine gewisse Zeit nach dem Erlöschen des Feuers, bezw. nach der Sistirung der normalen Athmung (durch Entziehung des Sauerstoffs), fortgesetzt werden. Vgl. Bd. I, p. 581.

2) Vgl. Pfeffer, l. c. 1892, p. 201.

3) Vgl. Bd. II, p. 833.

quellen behaftet sind (II, p. 832). Die Differenzen, welche Bonnier in seinen Versuchen mit Keimpflanzen zwischen der real producirten und der nach dem Sauerstoffconsum oder der Kohlensäureproduction berechneten Wärmemenge fand, dürften, wie bereits (II, p. 833) bemerkt wurde, im wesentlichen durch die ungleich weit getriebene Verbrennung und die neben der Athmung herlaufenden, mit Wärmetönung verknüpften Processe verursacht worden sein.

Die gesammte in (freie) Wärme transformirte Energie wird natürlich allmählich an die Umgebung abgegeben. Dieser Verlust an Energie ist ganz unvermeidlich bei Organismen, deren Körper auf constanter, also im allgemeinen auf höherer Temperatur als die Umgebung gehalten werden soll (II, § 156—159). Das ist aber nicht die Aufgabe der poikilothermen Wesen, und sofern wir die Transpiration als eine Leistung des Organismus ansehen wollen, wird bei einer transpirirenden Pflanze, deren Körper tiefer temperirt ist als die Umgebung, die gesammte producirte Wärme im Dienste der Pflanze ausgenutzt. Sehen wir aber, wie es wohl correcter ist, von der Transpiration ab, so dürfte sich die Ausnutzung der activirten chemischen Energie zu mechanischen Leistungen bei den Pflanzen wohl ähnlich gestalten, wie bei den Thieren[1]).

Da aber sehr gewöhnlich die activirte chemische Energie ganz oder zum grössten Theil in eine äquivalente Wärmemenge umgesetzt zu werden scheint, so kann der Nmechanische utzeffect, mit Bezug auf die ganze Pflanze, nicht sehr hoch ausfallen. Damit ist nicht ausgeschlossen, dass dieser Nutzeffect bei einzelnen Actionen, wie z. B. bei der Arbeitsleistung durch den Muskel oder durch den sich contrahirenden Staubfaden der Cynareen, günstiger ausfällt und voraussichtlich den Nutzeffect übertrifft, der mit einer Dampfmaschine oder einem Gasmotor erreichbar ist[2]). Uebrigens muss sich der mechanische Nutzeffect je nach der Inanspruchnahme, nach den obwaltenden Bedingungen u. s. w. verschieden gestalten. Im allgemeinen darf man erwarten, dass auch die Pflanze gegen höhere Widerstände sparsamer arbeitet, bezw. bei einer bestimmten Belastungsweise die maximale Leistung erzielt (II, p. 891). Der Umstand aber, dass mit der Temperatur die Athmung dauernd steigt, während die Wachsthumsthätigkeit nach Ueberschreiten der optimalen Temperatur verlangsamt wird (I, p. 579), ist ein Beispiel dafür, dass der mechanische Nutzeffect mit den Aussenbedingungen u. s. w. veränderlich ist.

Ich unterlasse es, auf diese und andere Probleme einzugehen, die ohnehin in Bezug auf vegetabilische Organismen noch keine gründliche Durcharbeitung erfahren haben. Jedoch mag darauf aufmerksam gemacht sein, dass man bei Maschinen die Leistungen des fertigen Mechanismus, ohne Rücksichtnahme auf die Mittel und den Aufwand bei der Herstellung, in das Auge zu fassen pflegt, während bei dem Organismus gerade der Aufbau und Ausbau des Körpers eine

---

[1]) Ueber die Leistungen der Pflanze vgl. Bd. II, p. 877. — Die Ausnutzung der Nahrung ist bei denjenigen Pflanzen, die nur Kohlensäure und Wasser nach Aussen abgeben, natürlich vollkommener, als bei den Thieren und solchen Pflanzen, bei denen als Endproducte des Betriebsstoffwechsels noch weiter verbrennbare Stoffe entstehen und ausgeschieden werden. Vgl. Bd. I, § 96—98.

[2]) Vgl. über diese Fragen die Lehrbücher der Physik und der Thierphysiologie, sowie z. B. Traité d. physique biologique publié par d'Arsonval etc. 1901, Bd. I, p. 982.

der Hauptaufgaben bilden (Pfeffer, l. c. p. 168). Soweit diese Gesammtleistung in dem Gewicht der producirten Körpermasse einen Ausdruck findet, fällt der öconomische Coefficient, d. h. das Verhältniss zwischen verbrauchter Nahrung und producirter Körpermasse, wiederum je nach den obwaltenden Bedingungen, verschieden aus (I, p. 374). Da aber der Nährwerth von der chemischen Constitution eines Körpers abhängt, so ist eine generelle, nur durch den Verbrennungswerth bemessene, isodynamische Vertretung der Stoffe unmöglich[1]). Eine solche ist indess im allgemeinen dann zu erwarten, wenn man die in der physiologischen Verbrennung benutzbaren Stoffe nur in Bezug auf die calorische Leistung im Organismus untersucht[2]).

§ 166. Specielle Fälle.

Soweit die physiologischen Vorgänge genügend aufgeklärt sind, lässt sich an der Hand der allgemeinen Erörterungen in § 163—165 auch der betreibende Energiewechsel in den Hauptzügen übersehen. Da aber bei der Darlegung der einzelnen Actionen die energetische Seite nicht einseitig in den Vordergrund treten konnte, so dürfte es zweckmässig sein, an einigen Beispielen, in Anlehnung an die frühere Behandlung des Gegenstandes (in Bd. I u. II), in gedrängter Kürze darzulegen, dass die energetische Bethätigung in physiologischen Processen stets in Verkettung mit dem Gesammtgetriebe vorbereitet, veranlasst, regulatorisch gelenkt und ausgeführt wird.

Stoffaufnahme und Stoffwanderung[3]). Durch eine jede Störung des Gleichgewichts wird stets eine rein physikalische Diffusionsbewegung verursacht, die sich also ohne eine directe Arbeitsleistung des Organismus vollzieht. Dieser hat somit nur die Concentrationsdifferenz zu schaffen, für deren physikalische Wirkung es natürlich einerlei ist, ob die Herstellung der Potentialdifferenz (durch Stoffumsatz etc.) im Organismus unter Gewinn oder unter Verlust von Energie ausgeführt wird. Da aber die Diffusionsbewegung nur langsam fortschreitet, so sind mechanische Strömungs- und Mischungsbewegungen in allen Fällen von Bedeutung, in welchen es auf genügend schnelle Zufuhr oder Abfuhr von Stoffen ankommt. Demgemäss wird die an die Scholle gebannte Pflanze, bei völliger Ruhe der Luft oder des umgebenden Wassers, von einem in grosser Verdünnung gebotenen Stoffe nicht so viel in der Zeiteinheit gewinnen können, als es dann möglich ist, wenn durch die Bewegung der Luft oder des Wassers immer neue Stofftheilchen herbeigeführt werden.

Durch diese Bewegungen in der Umgebung wird auch die Kohlensäure zu den Blättern der Krone eines hohen Baumes befördert, in der also, mit der Anhäufung der durch die Kohlensäureassimilation gewonnenen Substanz,

---

1) Vgl. Bd. I, p. 580 u. Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 28, p. 258.

2) Siehe hierüber Rubner, Die Gesetze des Energieverbrauchs bei der Ernährung 1902. Vgl. auch F. Mares, Biolog. Centralbl. 1902, Bd. 22, p. 282.

3) Die thatsächlichen Unterlagen etc. sind in Bd. I, Kap. IV, V und X zu finden. Vgl. ferner diesen Bd. p. 880, sowie Pfeffer, Studien zur Energetik 1892, p. 268.

ein dem Gewicht dieser Masse entsprechender potentieller Energievorrath gesammelt wird, ohne dass die Pflanze eine Arbeit für die Hebung dieser Masse zu leisten hätte. Das ist auch der Fall, wenn ein von der Wurzel aufgenommener Stoff durch die Diffusionsbewegung befördert wird, in Verbindung mit den Massenströmungen, die in der Pflanze rein physikalisch (durch Temperaturdifferenzen, mechanische Beugungen etc.)[1]) erzeugt werden. In gleicher Weise wird natürlich eine jede physiologische Strömungs- und Mischungsthätigkeit auch dann wirken, wenn eine vitale Bethätigung zur Erzielung einer ausreichenden Beförderung nicht nothwendig ist. Die vitale Thätigkeit dürfte indess in bestimmten Fällen wesentlich oder auch ganz unentbehrlich sein, so z. B. bei der Beförderung von todten Stoffen oder lebendiger Masse durch die Plasmaverbindungen in Siebröhren und anderen Zellen.

Bei diesen, wie bei allen folgenden Betrachtungen ist aber nicht zu vergessen, dass wir den functionirenden, lebendigen Apparat, sowie die physiologischen Thätigkeiten, durch welche die Erhaltung und die Veränderungen des lebenden Apparates und die Herstellung der Potentialdifferenzen besorgt werden, als gegeben voraussetzen. Ferner ist es möglich, dass nicht nur bei dem Verschlingen einer Beute, sondern z. B. auch bei der Löslichmachung (Verdauung) durch Secrete, in manchen Fällen vielleicht auch bei der Aufnahme gelöster Stoffe in den Protoplasten (vgl. Bd. I, p. 89), eine active physiologische Bethätigung im Spiele sein kann.

Wasserbewegung[2]). Durch die Senkung des Turgors, also auch durch die Transpiration, wird in jedem Falle eine Potentialdifferenz geschaffen, die eine nach den wasserärmeren Zellen und Geweben gerichtete Wasserbewegung hervorruft. Ob nun die Wasserbewegung in den auf weite Strecken befördernden Leitbahnen direct durch die besagte Potentialdifferenz betrieben wird, oder ob anderweitige physikalische oder physiologische Energiemittel in Thätigkeit treten, das wird sich erst sagen lassen, wenn die Mechanik des Wassertransportes in den Leitbahnen aufgeklärt ist.

Durch eine physiologische Bethätigung wird aber das Bluten erzielt, dessen Zustandekommen ebenfalls noch nicht aufgehellt ist. Dagegen sind die näheren Factoren präcisirt, die den Wasseraustritt bei Nectarien bewirken. Denn dieser wird durch die extracellulare Anhäufung (also durch die plasmolytische Wirkung) von Zucker oder von anderen gelösten Stoffen verursacht. Die Pflanze hat also nur für die Anhäufung des Zuckers und für die Unterhaltung dieser Potentialdifferenz zu sorgen, für deren (physikalische) Wirkung es natürlich ohne Belang ist, ob der Zucker durch die Metamorphose der Zellhaut, durch Secretion aus Zellen oder auf andere Weise herbeigeschafft wurde.

Wachsthumsarbeit. Wir wollen nun einen Blick auf die Aussenarbeit wachsender Organe werfen, erinnern aber zuvor daran, dass das Flächenwachsthum der Zellhaut nicht immer in derselben Weise ausgeführt wird. Denn bei

---

1) Hierher gehört auch die Wasserbewegung in der Pflanze insofern und insoweit dieselbe ohne vitale Bethätigung zu Stande kommt.

2) Vgl. Pfeffer, l. c. p. 258 und dieses Buch, Bd. I, Kap. VI.

dem plastischen Wachsen wird die Zellwand durch eine von Aussen auf sie einwirkende Dehnkraft, d. h. durch die Turgorenergie, passiv (plastisch) ausgezogen, während bei dem activen Wachsthum die Wachsthumsarbeit durch die Ausscheidungsenergie, d. h. durch die auf irgend eine Weise erzielte Einlagerung (Intussusception) von Substanztheilchen geleistet wird[1]).

Tritt aber der Zelle oder dem Zellcomplex eine Widerlage entgegen, so wird gegen diese allmählich ein sehr ansehnlicher Druck dadurch entwickelt, dass die Zellhaut fortfährt in die Fläche zu wachsen, so dass der Turgordruck (der osmotische Druck des Zellinhalts), der zuvor die Zellhaut spannte, mehr und mehr gegen die Widerlage gelenkt wird. Mit der totalen Entspannung der Zellhaut ist dann der höchste erreichbare Aussendruck hergestellt, der entweder dem schon zuvor vorhandenen Turgordruck entspricht oder höher als dieser ausfällt, wenn, wie es bei gewissen Objecten zutrifft, die mechanische Hemmung eine Steigerung des Turgors veranlasst. Allerdings vermag der Aussendruck nur bei zartwandigen Geweben die Turgorenergie nicht wesentlich zu überschreiten, während bei dickwandigen Geweben, deren Zellhaut bei einem Compressionsdruck nicht so leicht ausbiegt, durch das active Flächenwachsthum der Membran eine höhere Aussenleistung zu Stande kommen kann und vielleicht in gewissen Fällen zu Stande kommt[2]).

Nachdem allmählich die Druckleistung die Höhe des äusseren Gegendruckes erreicht und überschritten hat, wird die bis dahin mechanisch gehemmte Zuwachsbewegung wieder aufgenommen, und nunmehr wird bei dem Fortschieben der Widerlage eine durch das Product aus Last und Wegstrecke bemessene Arbeit geleistet. Während aber bei mässiger Last die frühere Wachsthumsschnelligkeit ganz oder nahezu eingehalten wird, tritt mit der Erhöhung der Inanspruchnahme mehr und mehr eine Verlangsamung der Wachsthumsschnelligkeit ein. Die Pflanze vermag also ihre Arbeitsthätigkeit zu steigern, denn eine Steigerung dieser ist ja nöthig, um, neben der fortdauernden, internen Wachsthumsarbeit, einen entgegentretenden Widerstand vor sich herzuschieben. Es liegen hier analoge Verhältnisse vor, wie bei einem Menschen, welcher, neben dem stets zur eigenen Fortbewegung nothwendigen Energieaufwand, seine Arbeitsleistung entsprechend steigern muss, wenn er, nach dem Aufladen einer Last, auf derselben Wegstrecke in derselben Zeit auf eine Anhöhe gelangen will. Ebenso wie die Pflanze besitzt auch der Mensch, sowie eine jede Maschine, eine begrenzte Leistungsfähigkeit, und bei genügendem Widerstand wird ein Fortbewegen unmöglich. Bei etwas geringerem Widerstand aber muss der Gang verlangsamt, d. h. die für eine bestimmte Wegstrecke nöthige Zeit verlängert werden, um mit den zur Verfügung stehenden Mitteln vorwärts kommen zu können. In diesem Sinne ist auch die Abnahme der Wachsthumsschnelligkeit der Pflanze bei Zunahme des Widerstandes aufzufassen.

Die Aussenarbeit muss aber bei einer bestimmten Inanspruchnahme den Maximalwerth erreichen, da jene sowohl Null wird, wenn ein Widerstand fehlt, als auch dann, wenn dieser die Realisirung der Zuwachsbewegung

---

1) Vgl. Bd. II, p. 30, 884.

2) Näheres über dies und das Folgende in Bd. II, p. 144 und bei Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistungen 1893.

verhindert. Uebrigens ist es klar, dass es sich auch bei diesen Vorgängen um regulatorische Reactionen handelt, durch die erzielt wird, dass die der Pflanze zur Verfügung stehenden Energiemittel, da wo es nöthig ist, zu Aussenleistungen nutzbar gemacht werden. Der nummerische Werth dieser ist aber natürlich kein Maassstab für die interne Arbeitsleistung bei der Ausführung des Wachsthums, das ohnehin mit gleicher Intensität fortgesetzt wird, wenn eine immerhin schon ansehnliche, aber nicht zu hohe Aussenleistung hinzukommt[1]).

Die entwickelten Gesichtspunkte gelten ebensogut für eine einzelne Zelle, wie für einen aus gleichartigen oder differenten Zellen gebildeten Zell- und Gewebecomplex[2]). Denn in einem Gewebeverband bilden die langsamer oder die nicht mehr wachsenden Complexe die Widerlage, welche durch die Aussenarbeit der nach schnellerem Wachsthum strebenden Gewebe in Zugspannung versetzt wird. Die Verhältnisse gestalten sich nur insofern complicirter, als die Widerlage aus lebendigen und reactionsfähigen Geweben besteht, die, wenigstens in den noch nicht ausgewachsenen Organen, selbst noch wachsthumsfähig sind. Infolgedessen wird dann, wenn dem ganzen Organe durch eine Widerlage die fernere Vergrösserung unmöglich gemacht ist, das Wachsthum der negativ gespannten Gewebe fortgesetzt, und je nachdem auf diese Weise die negative Spannung theilweise oder ganz schwindet, wird die von den activen (positiv gespannten) Geweben ausgehende Wirkung auf die Widerlage übertragen. Wenn dann fernerhin auch die Turgorenergie der zuvor negativ gespannten Gewebe in der gewöhnlichen Weise gegen die Widerlage gelenkt wird, so ist klar, dass bei völliger Entspannung aller Zellhäute der theoretisch mögliche Aussendruck auch von solchen Organen ausgeübt wird, in denen normalerweise eine hohe Gewebespannung besteht. Dieses Ziel wird unter anderm bei der Hemmung der geotropischen Krümmung der Grasknoten erreicht, während bei vielen Pflanzen die Gewebespannung im Gipsverband nicht gänzlich schwindet.

In jedem Falle werden nach der Beseitigung der Widerlage die bisherigen Spannungsverhältnisse nicht nur in Gewebecomplexen hergestellt, sondern auch bei der einzelnen Zelle, deren Wandung nun wiederum im vollen Maasse durch die Turgorenergie in Zugspannung versetzt wird. Da aber ein solcher Wechsel, z. B. bei dem Durchbrechen einer Widerlage, sehr plötzlich eintreten kann, so ist es wichtig, dass während der äusseren Arbeitsleistungen die Zellwände dauernd diejenige Cohäsion bewahren, die ihnen erlaubt, der höchsten Inanspruchnahme durch den Turgor widerstehen zu können.

In derselben Weise wird auch bei krümmungsthätigen Organen die Energie für die oft sehr ansehnliche Aussenleistung gewonnen. Denn wie wir früher hörten, vermögen sich viele horizontal gelegte Sprosse auch dann geotropisch aufzurichten, wenn sie ausser dem Eigengewicht eine 4- bis 30 mal grössere Last zu heben haben. Unter diesen Umständen wird dann eine erhebliche, bei einer mässigeren Steigerung der Inanspruchnahme aber keine oder nur eine geringe Verlangsamung der Krümmungsbewegung beobachtet[3]).

Natürlich setzt eine solche Leistung eine genügende Tragfähigkeit des

---

1) Pfeffer, l. c. 1893, p. 330, 419.
2) Pfeffer, l. c. 1893, p. 379, 400, 426; dieses Buch, Bd. II, p. 38, 72.
3) Siehe Bd. II, p. 657 und die dort citirte Literatur.

Sprosses voraus, denn eine Wurzel oder ein anderes Organ, das bei dem Auftreffen auf eine Widerlage leicht ausbiegt, vermag keinen hohen Druck auszuüben (Bd. II, p. 659, 674). Wird aber das Ausbiegen durch eine entsprechende Widerlage unmöglich gemacht, so kann eine Wurzel, ebensogut wie ein tragfähig gebauter Spross, einen hohen Aussendruck entwickeln, der sogar bis zum Sprengen von Steinen anschwillt (II, p. 145). Das Hervorbrechen der Sprosse aus einem zähen Boden, das Sprengen fester Samenschalen, das Ueberwinden des Widerstandes der Rinde, sowie die Intensität der Gewebespannung sind weitere Beispiele für die Entwickelung einer hohen Aussenleistung durch die physiologische Wachsthumsthätigkeit[1]).

Die Schnellbewegungen der Staubfäden von Parietaria, der aufspringenden Früchte von Impatiens, Momordica u. s. w. sind ferner Beispiele dafür, dass durch die physiologische Aussenleistung der wachsenden Organe Spannungen geschaffen werden, die eine plötzliche Activirung gestatten[2]). Dabei ist aber zu beachten, dass die Pflanze nicht nur diese potentielle Energie herstellt, sondern auch (analog wie für das Abfallen des Apfels etc. II, § 62) selbstregulatorisch dafür sorgt, dass diese Spannungen zu einer gewissen Zeit ohne oder durch einen äusseren Anstoss ausgelöst werden. Da aber die schnellenden Gewebe niemals in vollkommener Weise elastisch sind, so ist es schon desshalb unmöglich, dass der volle Betrag der activirten potentiellen Energie zum Fortschleudern von Samen etc. (zur Wurfbewegung) nutzbar gemacht wird[3]).

In diesen und ähnlichen Fällen ist nur eine einmalige Action möglich, weil die durch die Wachsthumsthätigkeit geschaffene Spannung (potentielle Energie) nicht wieder regenerirt wird. Durch die regulatorische Wiederherstellung der Spannungen sind aber die Staubfäden der Cynareen, die Gelenke des Blattes von Mimosa pudica u. s. w. zur Wiederholung der Reizbewegung befähigt, die im wesentlichen darauf beruht, dass durch eine plötzliche Turgorsenkung eine schnelle Contraction der elastischen Wandungen ermöglicht wird, die dann durch die Wiederherstellung des Turgors von neuem gedehnt und gespannt werden[4]). In dieser regulatorischen Wiederherstellung, sowie in der plötzlichen Senkung des Turgors treten uns physiologische Operationen entgegen, durch deren Vermittlung die osmotische Energie, bezw. die durch diese erzielten Spannungen (potentielle Energie), im Dienste des Organismus nutzbar gemacht werden.

Durch die Zurückführung auf den Antagonismus zwischen der Spannung der (constant) elastischen Zellhaut und der Variation des Turgors (der osmotischen Energie) sind die energetischen Factoren präcisirt, die den besagten Reactionen zunächst zu Grunde liegen. Für den mechanischen Erfolg ist es

---

1) Siehe Pfeffer, l. c. 1893. — Ueber das Eindringen von Pilzen u. s. w. vgl. ferner Bd. I, p. 360; II, p. 585.

2) Siehe Bd. II, § 106. Die durch den Wechsel der Imbibitionsverhältnisse erzielten Bewegungen lebender und todter Organe lassen wir hier ausser Acht. Vgl. übrigens auch Bd. II, p. 880.

3) Pfeffer, Studien zur Energetik 1892, p. 239.

4) Näheres Bd. II, § 91, 92. Vgl. auch Bd. II, p. 375. Ob bei den autonomen und nyctinastischen Variationsbewegungen nur der Turgor oder auch die Elasticität der Zellhaut variirt, ist noch nicht sicher entschieden. Vgl. Bd. II, § 82, 103.

einerlei, wie im näheren der Turgor regenerirt und die plötzliche Senkung der Turgorspannung herbeigeführt wird. Das Hervorpressen von Wasser ist aber erst eine Folge dieser Turgorsenkung, und in jedem Falle kann also die Zelle sich nur dann schnell contrahiren, wenn sie eine genügend schnelle Druckfiltration des Wassers gestattet.

Die Contractionsenergie (die der osmotischen Arbeitsleistung bei der Spannung der Zellhäute entspricht) ist aber ebenso ansehnlich wie bei Muskeln. Denn bei diesen wird die durch eine Reizung ausgelöste Contractionsenergie durch 1—10 Kilo, bei den Staubfäden der Cynareen durch ca. 5 Kilo pro 1 cm^2 Querschnitt äquilibrirt [1]. Da aber diese animalischen und vegetabilischen Gebilde bei der Contraction in physikalischer Hinsicht im wesentlichen wie gespannte elastische Körper wirken, so ist es auch klar, dass die maximale Aussenleistung dann erzielt wird, wenn die Belastung während der Contraction maximal ist, d. h. wenn sie so regulirt wird, dass sie mit der Verkürzung dauernd abnimmt [2].

Denn wenn die Contractionsenergie zu Beginn oder in irgend einer Phase der Contraction nicht voll ausgenutzt wird, oder wenn durch eine bleibende Belastung bewirkt wird, dass sich der elastische Körper nicht völlig contrahirt, so geht ein entsprechender Theil der nutzbaren Energie für die Aussenarbeit verloren. Ebenso wird bei der activen Wiederverlängerung des Staubfadens etc. die höchste Aussenarbeit dann geleistet, wenn man durch eine Widerlage die angestrebte Verlängerung so lange verhindert, bis der volle Turgordruck wiederhergestellt ist, und wenn man dann die Ausdehnung unter allmählicher Entlastung vor sich gehen lässt. Eine solche Abnahme der nutzbaren Aussenenergie mit der Verlängerung tritt natürlich nicht bei einem wachsenden Organe ein, das vermöge seiner selbstregulatorischen Thätigkeit während der Fortbewegung einer Last dauernd denselben Aussendruck ausübt.

Die hohe Contractions- und Expansionsenergie ermöglicht den Staubfäden der Cynareen, den Blättern von Mimosa etc. (analog wie den geotropisch reagirenden Organen) (II, p. 657), neben dem eigenen Körpergewicht eine ansehnliche Last zu heben. Nach Schilling [3] kehrt sogar das gereizte Blatt von Mimosa pudica auch dann völlig in die gewöhnliche Lage zurück (vgl. Fig. 48, Bd. II, p. 433), wenn das statische Moment, welches normalerweise in dem primären Gelenk wirksam ist, durch das Anhängen einer Last auf das 2—4 fache gesteigert wird. Es hängt dieses offenbar damit zusammen, dass durch die Abweichung von

1) Pfeffer, Studien zur Energetik 1892, p. 238.

2) Pfeffer, l. c. 1892, p. 236. Analoges gilt für die Arbeitsleistung durch die Ausdehnung oder die Zusammenziehung eines comprimirten bezw. eines unter negativem Druck stehenden Gases; vgl. Bd. II, p. 881. — Ob die geringe Zunahme der Wärmeproduction bei der Reizcontraction des Blattgelenks von Mimosa pudica durch eine chemische Reaction oder durch die mechanischen Reibungen etc. des austretenden Wassers u. s. w. bewirkt wird, ist noch nicht entschieden. Vgl. Bd. II, p. 454 Anm.

3) A. J. Schilling, Der Einfluss von Bewegungshemmungen auf die Arbeitsleistungen d. Blattgelenke von Mimosa pudica 1895, p. 11. Vgl. auch diesen Bd. II, p. 507. Die Causalität dieser Verhältnisse ist übrigens durch die Untersuchungen Schilling's nicht genügend aufgeklärt, die auch unentschieden lassen, in wie weit ein solches Reactionsvermögen bei anderen Bewegungsgelenken ausgebildet ist.

der normalen (stationären) Lage, wie das allgemein der Fall ist (II, § 119), Reactionen erweckt werden, die auf die Wiederherstellung dieser Gleichgewichtslage (Eigenrichtung) hinarbeiten. So ist es auch zu verstehen, dass das Blatt ebenso dann in die normale Lage zurückkehrt, wenn es durch das Anhängen eines Gewichts, unter Vermeidung einer Reizung, ein wenig ausgebogen wird.

So weitgehend wie bei den Staubfäden der Cynareen etc. sind die maassgebenden mechanischen Factoren z. B. weder in Bezug auf die Bewegungen der Cilien (II, p. 722), noch in Bezug auf die Bewegungen der Muskeln aufgeklärt, die wir als animalische Gebilde nicht zu behandeln haben.

Autorenregister zu Band I und II.

A.

Aberson I, 559, 566.
Aeby I, 387.
Acqua I, 44.
Acton I, 265, 308, 353.
Adanson II, 710.
Aderhold II, 711, 776, 791, 804, 815.
Adie I, 126.
Adler I, 184.
Agardh II, 853.
Ahlfvengren II, 122.
Aimé I, 188.
Albert II, 261.
Albertus Magnus II, 492.
Albrecht II, 22.
Alessandri I, 222, 234.
Alexandrow II, 312.
Ali-Cohen II, 803.
Altvater I, 396.
Ambronn I, 70, 198, 480; II, 62, 392, 402, 405, 408, 411.
Amelung II, 44, 101, 104.
Amici I, 178.
Amm I, 546, 573.
Amthor I, 617.
Anderson I, 224.
André I, 423, 432, 554, 599.
Andrews II, 789.
Arct II, 618.
Aereboe I, 573, 574.
Arendt I, 259, 599.
Areschoug II, 674.
Arloing II, 318.
Arnoldi II, 11, 173, 225.
Arnould II, 242.
d'Arsonval II, 888.
Artari II, 293.
Arthur II, 263, 723.
Ascherson II, 542, 853.
Aschoff I, 414, 425, 492.
Askenasy I, 205, 497; II, 6—20, 33, 52, 91—95, 104, 140, 196, 218, 260, 270, 381, 394, 539, 570, 848.
Astruc II, 641.
Atkinson II, 122.
Aubert I, 164, 188, 191—233, 310, 342, 380, 529—534, 576.
Avédissian I, 217.

B.

Baccarini II, 474.
Bach I, 340.
Bachmann, E. I, 156, 496.
Bachmann, H. II, 92, 103, 135, 140, 142.
Bachmetjew II, 299, 311, 313.
Baier I, 568.
Bailey I, 336.
Baisse, de la I, 133, 199.
Ball II, 425, 669.
Balland I, 598.
Ballo I, 340.
Baranetzky I, 222, 230, 232, 243, 248, 510, 613, 619; II, 25, 110, 149, 255, 257, 382, 392, 396, 401—412, 596, 652—658, 683—694, 770, 777, 792.
Barnard II, 852, 860.
Barth II, 126, 564, 610, 651—670.
Barthélemy I, 161, 165, 179, 232.
Barus I, 60.
de Bary I, 101, 170, 178, 198, 260, 265, 349—364, 478, 501, 509, 593, 618, 620; II, 7, 15, 39, 50, 96, 105, 130, 140, 151, 264, 274, 291, 294, 328, 540, 542, 575, 583, 712, 718, 728—731.
Baeseler I, 397.
Bastit I, 304, 322, 576; II, 566.
Batalin I, 317; II, 100, 113, 267, 456—468, 484, 525.
Bateson II, 23, 73, 632.
Baudrimont I, 188, 338.
Bauke II, 182.
Baumann I, 58, 359, 382, 431.
Bay II, 306, 621, 695.
Bayer I, 340.
Bazin I, 576; II, 658.
Beauverie II, 143.
Beauvisage I, 474.
Beccari II, 420.
Bécheraz I, 501.
Bechi I, 433.
Beck II, 121, 320.
Becquerel I, 154, 310, 336; II, 729, 848, 869.
van Beek II, 836, 837, 842.
Beer II, 166.
Behrens, J. I, 620; II, 166, 186, 585, 741.
Behrens, W. II, 95.
Behring II, 242.
Beissner II, 184.

Belajeff I, 46.
Bellamy I, 576, 594.
Belzung I, 295, 466, 615.
van Bemmelen I, 61, 151.
Benecke, F. II, 20.
Benecke, W. I, 174, 351, 404—426; II, 130, 450, 540, 709, 776, 804.
Benkovich I, 340.
Bente I, 397.
Bérard I, 447, 525, 545, 616.
Berg I, 311; II, 588.
Bergel II, 706.
Bergmann I, 485; II, 222.
Bergsma II, 836, 837, 842.
Bernard I, 322, 575; II, 4, 213, 324, 535.
Bernstein II, 716, 722, 863.
Bert I, 338, 581; II, 118, 131, 445, 454, 472, 528—535, 667.
Berthelot I, 384—397, 423, 432, 554, 599; II, 226.
Berthold I, 164, 346, 482, 501; II, 6, 11, 16, 46, 97—147, 187, 264, 386, 565, 576, 583, 701—741, 775—787.
Berthollet I, 519.
Bertrand I, 421, 477, 507, 553.
Bethe II, 642.
Bey I, 498.
Beyer I, 244, 397, 425, 615; II, 386.
Beyerinck I, 81, 286—293, 323, 331, 348—375, 390—398, 490, 502—509, 536—542, 548—582; II, 87, 92, 134, 166, 184, 193, 205, 207, 212—216, 240, 242, 767, 795, 804, 812, 852—859.
Bialoblocki II, 93, 294.
Biedermann I, 112; II, 821, 823, 863—874.
Bineau I, 379.
Biot I, 244.
Birner I, 397, 399, 421—429.
Birukoff II, 823.
Bischoff I, 115, 188, 271; II, 858.
Bitter II, 17, 52.
Blackmann I, 313, 323, 524.
Blass I, 593.
Blažek II, 744.
Blochmann II, 719.
Blociszewski I, 607.
Blondeau II, 536.
Boedicker I, 426.
Bogdanoff I, 64.
Böhm I, 183, 193, 202, 238, 240, 295—321, 428, 500, 535, 577; II, 782, 787.
Bohn II, 579.
Boirivant II, 197, 613.
du Bois-Reymond II, 863.
Bokorny I, 57, 82, 201, 308, 353, 492, 539; II, 333, 335.
Bolley II, 286.
Le Bon II, 122.
Bonnet I, 289; II, 101, 559, 596, 656, 686, 689.
Bonnier I, 85, 177, 183, 220—229, 263—267, 287, 292, 304, 331, 336, 524—550, 572, 575; II, 100—115, 136, 142, 282, 325, 451, 462, 833, 840.
Bordage II, 387, 395, 485.
Bordet II, 776, 802, 817.
Borge II, 151.
Borodin I, 302, 461, 529, 535, 561, 577, 617; II, 105, 118, 785, 787.
Borscow II, 708, 778, 817.
Boruttau II, 609.
Bory de St. Vincent II, 838.
Borzì I, 144, 568; II, 422, 451, 454, 474, 534, 775.
Bose II, 872.
Böttger I, 432.
Bouché II, 268.
Boudier II, 416.
Bouffard I, 579; II, 846.
Bouilhac I, 386, 423.
Bourquelot I, 362, 370, 475, 509, 554, 620.
Boussingault I, 85, 101, 114, 142, 168, 214, 216, 225, 232, 268, 286—346, 354, 380—396, 410, 470, 535, 594; II, 304, 849.
Boveri I, 40, 46; II, 49.
Boyle II, 858.
Braem II, 48.
Brand I, 433; II, 11, 140, 710.
Brandt II, 698.
Brasch I, 424.
Brass I, 40.
Braun II, 206, 267, 327, 545, 724, 729, 777, 814.
Bréal I, 408.
Bredig II, 872.
Bredow I, 612.
Brefeld I, 257, 361, 536, 544, 546, 567; II, 18, 87, 91, 102—120, 208, 291, 293, 336, 575, 578, 845, 853, 856.
Brenner II, 115.
Brenstein I, 554.
Bretfeld II, 276.
Bretschneider I, 152, 393.
Brien I, 457.
Briosi I, 302, 597.
Briquet II, 656.
Brogniart II, 837, 842.
Brommer I, 620.
Brosig I, 239, 245, 248.
Broughton I, 545.
Brown, A. J. I, 570.
Brown, H. T. I, 302, 306, 474, 505—509, 607, 615; II, 303.
Brücke I, 60, 91, 209, 237, 242, 248; II, 378, 452, 455, 526, 728.
Brückner II, 483.
Bruhne I, 122, 363, 371, 415, 511.
Bruhns II, 137.
Brunchhorst II, 593.
Brunner I, 302.
Bruns I, 302.

Buchner, E. I, 503, 556, 559, 566; II, 886.
Buchner, H. I, 516,; II, 18, 134, 153.
Buchtien II, 48, 190, 327.
Budde I, 519.
Buff II, 869.
Buignet I, 510, 617.
Buller II, 585, 776, 800—807, 818.
Bullot II, 635.
Bunge I, 404, 460, 491, 504, 536.
Bunsen I, 168.
Burck II, 458.
Burdon Sanderson II, 445, 456, 868, 869, 873.
Bureau II, 327.
Burgerstein I, 101, 142, 211—228; II, 327, 445, 484, 505, 526.
Burkmaster I, 500.
Burnett II, 455.
Burns II, 384.
Burri I, 347, 382, 516, 537, 540, 558.
Buscaloni I, 132.
Busch I, 592, 615; II, 203.
Büsgen I, 101, 264, 267, 360, 493, 506; II, 8, 106, 125, 149, 151, 184, 274, 276, 297, 849.
Busse I, 618; II, 197, 261, 585.
Bütschli I, 37, 61, 92, 287, 357, 364; II, 28, 40, 42, 700—743, 855, 859.

C.

Cadet de Gassicourt I, 411, 424.
Cahours I, 525, 529, 616.
Cailletet I, 313, 353.
Calvert I, 187.
Cameron I, 397.
Campbell I, 80; II, 344.
de Candolle, A. P. I, 22, 109, 134, 153, 194, 257, 290, 314, 447, 502, 598; II, 88, 94, 101, 104, 123, 195, 261—270, 322—338, 353—356, 380, 385, 456, 492, 536, 544, 547—559, 648, 850, 853.
de Candolle, C. II, 119, 282.
Canstein I, 240.
Carlet II, 396.
Carlgren II, 822.
Caspary II, 20, 257, 306, 838, 841.
Cauvet I, 113.
Celakovský I, 95, 295, 363, 490, 511, 547; II, 140, 142, 335, 585, 698, 714, 746, 773, 795.
Cels II, 384.
Certés II, 147.
Chalmont I, 302.
Chamberlain I, 243.
v. Charpentier II, 300.
Charrin I, 498.
Chatin II, 334.
Chauveau II, 822.
Chauveaud II, 454, 457.
Chevalier I, 380.
Chimani I, 594.
Chimielewsky I, 143.
Chodat II, 122, 305, 744.
Chodnew I, 477.
Chrapowicki I, 301, 402.
Christison II, 15.
Chuard I, 302.
Chudiakow I, 396, 528, 543, 561, 566, 572; II, 131, 336.
Church I, 432.
Cienkowski II, 140, 730, 732, 736, 746.
Cieslar II, 106, 267.
Cisielski II, 10, 121, 207, 566, 641, 655, 662.
Clark I, 135, 241, 244, 542, 555, 581; II, 333, 335, 351, 794.
Clausen I, 464, 554.
Clausius II, 29, 313.
Claussen II, 543.
Clautriau I, 474, 499; II, 294.
Clifford II, 767, 815.
Cloez I, 290, 304, 314, 393.
Cohn I, 55, 71, 156, 195; II, 18, 25, 62, 87, 94, 96, 123, 151, 264, 290—294, 325, 444—470, 536, 702, 726—737, 765, 776, 778.
Cohnheim II, 294.
Colin II, 296.
Colomb II, 774.
Coemans II, 542, 545.
Comes I, 230.
Le Conte II, 308.
Copeland I, 121, 452, 514; II, 116, 334, 565, 607, 664.
Cornevin II, 333.
Cornu I, 262, 290, 304, 313, 344, 524.
Cornutus II, 494.
Correns I, 66, 319, 428, 484, 559, 581, 582; II, 33, 105, 173, 187, 205, 237, 336, 462—465, 494, 504, 533, 627, 708, 710.
Corti II, 718, 728, 765, 795.
Costantin I, 198.
Costerus I, 305.
Cotta I, 194, 590; II, 24.
Councler I, 491.
Coupin I, 64; II, 331, 334.
Covolo II, 60.
Cramer, C. I, 115, 474; II, 33.
Cramer, E. I, 378; II, 294.
Crato I, 41, 302, 341.
Credner I, 280.
Cremer I, 474.
Crié II, 853.
Crosby II, 756, 759.
Cuboni I, 305.
Cunningham II, 456, 507.
Curie II, 122.
Curtel I, 323; II, 104, 115.
Curtius I, 340.
Cyon II, 836.
Czapek I, 85, 97, 114, 150—156, 257, 586, 603; II, 83, 107, 158, 182—192, 359, 396, 487, 535, 549—598, 599—645, 654—672, 677—695.
Czech I, 172.

D.

Dahmen I, 617; II, 276.
Dale II, 826.
Dalibard I, 215.
Dalmer II, 307, 585.
Dammer II, 327.
Daniel I, 351; II, 214, 216.
Danilewsky II, 594.
Dantec I, 95, 287, 357.
Darwin, Ch. I, 158, 257, 267, 314, 365, 500; II, 151, 233, 240, 368, 380—396, 398—432, 443—470, 481—510, 535, 538, 548—560, 590, 596, 599—647, 653—657, 686—689.
Darwin, Fr. I, 204; II, 15, 20, 23, 74, 110, 191, 253, 380, 389, 490, 508, 541, 543, 567—596, 605—643, 689, 690.
Dassen I, 236; II, 525.
Dassonville I, 415; II, 136, 143.
Daube I, 597.
Daubeny I, 229, 287, 314, 433; II, 532.
Davenport II, 88, 337.
Davy I, 316, 433; II, 129.
Debski II, 179, 650.
Decaisne I, 355.
Déherain I, 86, 230, 408, 524, 529, 534; II, 334.
Dehnecke I, 287; II, 789, 814.
Delage II, 45, 204, 233, 235, 244.
Demoor I, 44, 581; II, 46, 786, 795—797.
Demoussy II, 334.
v. Derschau II, 417—427.
Dessaignes II, 858.
Detlefsen I, 324, 332; II, 59, 70, 125.
Detmer I, 64, 85, 132, 144, 212, 240—253, 317, 354, 380, 466, 471, 531—576, 615, 620; II, 95, 130, 263, 301, 487, 535, 572.
Detto II, 848.
Devans II, 334.
Devaux I, 161—186; II, 142.
Dewar II, 306.
Dewèvre I, 366; II, 387, 395, 485.
Dewitz II, 817.
Diakonow I, 369, 530—545.
Diels II, 143.
Dienert II, 243.
Dietz II, 459, 565, 586, 594.
Dieudonné I, 212, 283, 498, 575; II, 91, 321, 337.
Diez II, 486.
Dingler II, 17, 386.
Dippel II, 708.
Dircks I, 425, 433.
Dixon I, 204, 212; II, 157, 310, 832.
Döbereiner I, 545.
Dodel II, 546, 736, 765.
Doflein II, 744.
Döpping I, 545.
Dragendorff I, 446.
Drechsel I, 55, 68, 457.
Driesch II, 4, 44, 179, 204, 209, 235, 619.
Drobnig I, 620.
Drude I, 165, 287, 337, 354, 363, 365, 434, 525; II, 20, 257—269, 279.
Dryer I, 493.
Dubois II, 851, 852, 859, 860, 862, 869, 873.
Dubourg I, 89; II, 243.
Dubrunfaut II, 845.
Duchartre I, 143, 261; II, 253, 395, 576.
Duclaux II, 846.
Dufour I, 164, 204, 346, 362, 369, 498, 568; II, 99, 313, 391.
Duggar II, 128, 130, 325.
Duhamel I, 133, 194, 213, 215, 240, 412; II, 23, 71, 75, 125, 262, 297, 353.
Dulk I, 597.
Dumas I, 333.
Dumont I, 545.
Dupré I, 188.
Durocher I, 111, 432.
Dusch I, 561.
Dutrochet I, 125, 161, 178, 188, 236, 253, 290, 530, 582; II, 66, 71, 322, 356, 368, 381—394, 432—476, 492, 526, 531, 536, 540—544, 558, 562—598, 618, 641, 667, 686, 729, 765, 768, 776, 798, 814, 817, 836—844.
Dworzak I, 114, 424—426, 599.

E.

Ebeling I, 612.
Eberdt II, 142, 212, 221—232.
Eberhardt II, 143.
Ebermayer I, 153, 191, 280, 359, 403—432, 437, 446, 485; II, 18.
v. Ebner I, 70.
Eckardt I, 426.
Eckstein I, 47; II, 212.
Eder I, 219, 225, 232.
Edwards II, 94, 296.
Effront I, 575.
Eggertz I, 422.
Ehrenberg II, 88, 852.
Ehrhardt I, 474.
Eichholz II, 62, 540.
Eidam II, 6, 576.
Eijkmann II, 852, 856, 858.
Elfert I, 481, 614.
Elfving I, 155, 204, 289, 319, 371, 498, 546, 572, 575; II, 103, 117, 119, 122, 126, 130, 243, 318, 564—593, 613—635, 647, 651, 773, 786.
Ellis II, 700.
Emmerling I, 399, 456.
Engelmann I, 93, 119, 284, 335, 497; II, 281, 361,

583, 698—737, 751—828, 830.
Ensch II, 135.
Erdmann I, 188.
Eriksson I, 361; II, 264, 266, 328, 563, 835, 839, 845.
Erlenmeyer I, 341, 617.
Ernst II, 745.
Errera I, 48, 60, 174, 204, 419, 474, 486, 620; II, 6—21, 47, 78, 123, 137, 155, 243, 459, 743.
Eschenhagen I, 122, 373, 415; II, 137, 331.
Escombe II, 303.
Etard I, 297.
Euler II, 122, 867.
Ewart I, 287, 305, 318, 320, 496; II, 108, 151, 305, 319, 322, 416—427, 483, 488, 586, 723, 728, 764, 795, 820.
Exner I, 169; II, 699.

F.

Fabre II, 853, 856, 858, 859.
Faist II, 261.
Faivre I, 188, 594.
Falck II, 586.
Falkenberg II, 264, 542, 700, 730.
Familler II, 104.
Famintzin I, 303, 324, 336; II, 99, 112, 143, 768, 775—778, 787.
Farmer I, 581; II, 190, 795, 797, 802.
Fauconpret I, 321.
Fayod II, 713, 816.
Fechner II, 628.
Feist I, 82.
Fermi I, 363, 378, 398, 505, 507, 511.
Fernbach I, 506, 509.
Ferrand I, 188.
Ficker II, 323, 328, 334.
Figdor II, 186, 621.
Firtsch II, 606.
Fisch II, 252.
Fischer, A. I, 36—57, 84, 122, 244, 289, 295, 398, 403, 415, 514, 531, 590, 615—620; II, 138, 147, 261, 288, 317, 330, 509, 570, 700, 705, 731, 743, 750, 753, 776, 811.
Fischer, B. II, 852, 856, 858.
Fischer, E. I, 340, 371, 492, 495, 509, 565.
Fittbogen I, 217, 381, 411, 423, 599.
Fitting II, 34, 383, 421—432, 495, 571, 608, 639, 671.
Fitz I, 556—568; II, 845.
Flèche I, 597.
Fleischer II, 322.
Fleischmann I, 220.
Fleury I, 529, 534, 615.
Flückiger I, 102, 494.
Flügge I, 351—371, 446, 496, 511, 516, 527—571; II, 18, 87, 91, 96, 108, 123, 129, 136, 243, 290, 305—352, 852.
Forchhammer I, 110, 426, 432.
Forke I, 355, 424.
Forster II, 852.
Fouilloy II, 276.
Fraas I, 135.
Frank I, 83, 132, 317, 349—358, 378—397, 408, 477; II, 10, 75, 127—136, 139, 140, 156, 183—214, 285—338, 353, 395, 487, 501, 548—560, 566, 633, 652—670, 677—694, 781—787, 818.
Franke I, 387.
Fränkel I, 548, 575; II, 333.
Frankfurt I, 266, 422, 456—511.
Frankland I, 347, 557—575.
Franzé II, 774.
Freidenfeldt II, 674.
Frémy I, 525, 616.
Freudenreich I, 571; II, 333.
v. Frey II, 423, 437.
Freyberg I, 530.
de Freytag II, 331.
Friedrich II, 74, 146, 253, 258.
Fries II, 305, 853.
Frisch II, 300, 305.
Fritsch II, 496.
Fritzsche II, 380—396.
Frost II, 23, 26.
Funaro I, 475.
Fünfstück I, 88, 156, 508, 618, 620; II, 17.

G.

Gad II, 384.
Gain I, 64, 135, 217, 245.
Galeotti I, 498; II, 866.
Ganong I, 143.
Gardiner I, 188, 257, 260, 453—467, 578; II, 219.
Gardner II, 851, 853.
Garré I, 350.
Garreau I, 161, 168, 225, 323, 407, 524—531; II, 837—840.
Garrey II, 361, 756, 759, 800, 804.
Garten II, 869.
Gärtner II, 217.
Gaudichaud I, 209; II, 853.
Gaunersdörfer I, 201, 424.
Gayon I, 89, 363.
Geleznow I, 215; II, 75, 261.
Géneau de Lamarlière I, 221, 343; II, 100, 201.
Geovanozzi II, 542.
Gérard I, 479, 620.
Gerassimoff I, 44; II, 46, 175, 744.
Gerber I, 311, 534.
Gerland I, 302; II, 118.
Geyler II, 6.
Ghizzoni I, 244.
Giesel II, 122.
Giesenhagen I, 115, 140; II, 33, 643.
Giessler II, 527.
Gilbert I, 393.

Gildemeister II, 869.
Gilson I, 102, 480.
Giltay I, 559, 566; II, 18.
Gnentzsch I, 198.
Göbel, J. K. II, 795.
Goebel, K. I, 22, 140, 155, 162, 182, 210, 257, 354, 365; II, 4—11, 53, 83, 90—103, 130, 140—151, 166—211, 263, 328, 386, 398, 406—413, 456—471, 542, 551, 563, 600—615, 675—694, 698, 706.
Goedechens I, 110.
Godlewski I, 204, 208, 299, 301, 316, 347, 353, 402, 528—561, 608; II, 93—116, 139, 256, 635.
Golden II, 23, 26, 258.
Golenkin I, 302, 433.
Gonnermann I, 392.
Goppelsröder I, 201.
Göppert II, 75, 262, 297—339, 534, 726, 729, 835, 837, 848, 850.
Gorup-Besanez I, 110, 366, 432.
Gosio I, 433.
Gottschery II, 136.
Goetze I, 468.
Graham I, 78, 169.
Grandeau I, 111, 354, 597.
Gräntz II, 13, 91—119, 140, 143, 208, 578.
Grassberger II, 292.
Grassmann I, 265.
Gratiolet I, 304, 314, 393.
Gray II, 395, 423.
Graziani I, 362, 370.
Green I, 495—511, 612, 620.
Greenwood I, 364.
Gregor I, 565.
Gréhaut I, 64.
Gressner I, 615.
Griessmeyer I, 457.
Grimbert I, 563, 568.
Gris I, 421, 618.
Grischow I, 315.
Grisebach II, 11, 25, 260—271.
Groom I, 358; II, 261.
Grooglik I, 346.
Grossmann I, 550.
Gruber II, 291.
Grübler I, 68, 458.
Grüss I, 476, 480, 505—509, 554, 612, 614; II, 304.
Guettard I, 219—232.
Guignard I, 495.
Guillemin II, 578.
Guillon II, 563.
Gustavson I, 419.
Guthrie II, 312.

H.

Haake II, 862—872.
Haas I, 617.
Haberlandt I, 45, 132, 136, 170, 180, 197—258, 288—346, 363, 365, 402, 501, 592, 605—620; II, 6—15, 38, 53, 59, 62, 87—115, 125, 206, 263, 274, 302, 371—384, 437—470, 538—544, 583, 609—644, 652—666, 741, 781—789, 848.
Haeckel I, 8.
Haecker II, 48, 743.
de Haen II, 122.
Hales I, 64, 142, 180, 183—248, 590; II, 8, 23, 74, 100, 386.
Hallé II, 384.
Hamburger I, 127.
Hämmerle II, 262.
Hampe I, 397.
Hansen, A. I, 123, 201, 289, 295, 302, 343, 363, 422, 426, 494, 496, 511; II, 40, 42, 205, 571.
Hansen, E. Ch. I, 565—569; II, 87, 92—96, 134, 136, 153, 242, 246, 264, 286.
Hansgirg II, 381—391, 456—470, 480—533, 710, 768, 776.
Hansteen I, 81, 302, 397, 402, 462, 518, 590, 607, 612.
Hanstein I, 36, 51, 115, 594, 601; II, 206, 543, 725, 741.
Hardy II, 298.
Harnier II, 270.
Hartig, R. I, 144, 195, 215, 355, 509, 591, 597, 619; II, 8—18, 74, 103, 106, 130, 203, 274, 286, 288, 849, 850.
Hartig, Th. I, 132, 183, 193, 202—248, 354, 466, 591—595, 619.
Harting I, 393; II, 7, 8, 11, 39, 257, 271.
Hartleb I, 347.
Haselhoff I, 157, 406.
Hassak I, 114, 314.
Hattensaur I, 432.
Hauptfleisch I, 109, 112, 602; II, 723, 765, 768, 779, 797, 815—818.
Heald II, 91—118, 130, 205, 334, 351.
Heckel I, 499; II, 130, 396, 454, 457, 535.
Hedin I, 55.
Heer II, 260.
Hegler I, 36, 48; II, 148, 179, 593.
Heidenhain II, 728, 869.
Heider II, 337.
Heim II, 103, 207.
Heine I, 587; II, 789.
Heinrich I, 211, 321, 598; II, 296.
Heinrich, Pl. II, 853, 858.
Heinricher I, 346, 351—365; II, 105, 130, 191, 205, 327.
Heintz I, 529, 535.
Heinze II, 745.
Hellriegel I, 381—394, 411—414, 532, 615.
Helmholtz I, 335.
van Helmont I, 353.
Hempel I, 292.
Henneberg I, 569; II, 87, 136.

Henry II, 197.
Hensen II, 706.
Heräus I, 348.
Herbst I, 18—22, 178; II, 86, 154, 195, 198, 619, 776.
Herfeldt I, 559, 571.
Hering, E. II, 863.
Hering, F. II, 196, 198,
Hering, G. II, 631.
Hermann II, 123, 821, 823, 836, 863, 868, 873.
Hert I, 111.
Hertwig, O. I, 35, 37; II, 44—49, 82, 93, 133, 148, 179, 191, 204, 220, 233, 244, 250, 699, 701, 705, 712, 730, 786.
Hertwig, R. II, 45, 49, 187, 705, 742—746.
Herzog II, 846.
Hesse I, 530, 534, 544.
Heyer II, 252.
Heyne I, 311.
Hilbrig II, 91, 289.
Hilburg II, 528, 660.
Hildebrand II, 74, 185, 197. 247, 327, 540, 542.
Hilger-Gross I, 617.
Hilscher II, 15.
Hiltner I, 387, 389, 392.
Hinze II, 698.
Hjort I, 511.
Hirsch I, 612; II, 11.
His II, 180.
Hlubek I, 353.
Hochreutiner I, 242; II, 407, 633.
Hofer I, 44.
van 't Hoff I, 60, 125, 550.
Hoffmann I, 253, 421, 424, 431, 498, 614; II, 45, 105, 305, 324, 325.
Hofmeister I, 101, 193, 215, 236—246, 451, 477, 482; II, 3—21, 36, 47, 51, 65, 71—75, 83, 124, 173, 199—206, 218, 240, 276, 288, 380—397, 407, 450, 455, 492—494, 536, 545, 548—551, 565—576, 641, 653, 670, 700—730, 764, 777, 795, 798, 815, 817.
v. Höhnel I, 179, 180, 183, 193, 209—233; II, 276, 293.
Hohnfeldt I, 171.
Holfert I, 598.
Holle I, 302.
Holmes II, 775.
Holtermann II, 103, 107.
Holzner I, 401.
Hooke II, 455.
Hoppe II, 837, 841.
Hoppe-Seyler I, 293, 446, 484, 499, 503, 557, 560, 571; II, 88.
Hörmann II, 228, 724—729, 765, 815—820, 872.
Hormén II, 849.
Hornberger I, 244, 399, 596.
Horsford I, 340.
Horvath I, 242; II, 153.
Hosaeus I, 381, 460, 474.
Hotter I, 433, 598.
Höveler I, 132, 135, 156, 363.
Huber I, 529; II, 837, 839.
Huber, J. II, 264.
Huie II, 49, 466.
Hüfner I, 337, 541.
v. Humboldt I, 157; II, 65, 123, 270, 295.
Hunger II, 710.
Hungerbühler I, 620.
Hunkel II, 349, 351.
Hunt I, 338.
Hunter II, 306, 567.
Hüppe I, 16, 348, 374, 542, 558, 568.
Husemann I, 446, 485.
Huth II, 338, 565.

I.

Ihne II, 849.
Ilsova I, 382.
Immendorf I, 532.
Ingenhousz I, 187, 289, 525, 530, 616; II, 854.
Irmisch II, 166.
Isatschenko II, 851.
Ishii I, 475.
Israel I, 104.
Istvánffi I, 593, 620.
Iwanowski I, 566; II, 215.

J.

Jaccard I, 548, 550, 582; II, 131.
Jacobi II, 339.
Jacobson I, 507.
Jäger II, 334.
Jahn I, 198; II, 142, 261.
Jamieson II, 705.
Jamin II, 849.
Janczewski II, 99.
Janse I, 84, 89, 208, 358, 387; II, 11, 189, 723, 817.
Jennings II, 702—705, 757, 759, 800—812, 817, 821.
Jensch I, 431.
Jensen II, 130, 644, 704, 713, 718, 722, 792.
Jentys I, 316, 546—550; II, 131.
Jessen-Hansen I, 615.
Jodin I, 286, 385, 430.
Johannsen I, 495, 528, 548, 550, 574; II, 260.
John I, 411.
Johnson I, 397, 430; II, 71, 659, 667.
Johow I, 171, 346—359; II, 75, 445.
Joly I, 204, 212; II, 310.
Jönsson I, 163, 345, 357, 530, 534, 576; II, 105, 274, 566, 588, 815.
Jörgensen I, 565; II, 92, 96, 134, 136, 290.
Jorissen I, 494, 615.
Joseph II, 579.
Josing II, 764—769, 778, 795—797.
Jost I, 162, 198, 307, 590, 592; II, 15—23, 95—113, 203, 265—274, 483—527, 532, 586, 641—645.

Joubert II, 291.
Joulin I, 188.
Jourdan II, 776.
Juel II, 588—592, 655.
Jumelle I, 230, 304—344, 530, 576.
Junghuhn II, 270.
Jungner I, 140; II, 142, 149.
Jürgensen II, 798.
Just I, 221—226, 309, 291; II, 95, 291, 325.

K.

Kabsch II, 384, 396, 492, 531—536.
Kahlenberg II, 334, 351.
Kaiser II, 74.
Kamerling II, 100, 543.
Kamienski I, 360.
Karsten, G. I, 162; II, 138, 141, 330, 563, 709.
Karsten, H. I, 615; II, 166, 302.
Kattein II, 40.
Katz II, 852, 856, 858.
Kauffmann II, 796, 797.
Kayser I, 167, 540, 567, 569; II, 290, 294.
Kedrowski I, 537, 549.
Kedzior II, 96.
Keeble I, 140; II, 575.
Kekulé I, 61, 67.
Keller J. II, 818.
Keller, R. II, 142, 869.
Kellermann I, 366, 427.
Kellner I, 396, 399, 454—459.
Kemmler II, 423.
Kerner I, 144, 171, 219, 265, 355, 365, 497; II, 65, 90, 93, 115, 149, 261, 269, 294, 480—485, 505, 537, 542, 563, 693.
de Kerville II, 851.
Kjellmann II, 88, 545.
Kienitz II, 263, 268.
Kienitz-Gerloff I, 97, 603; II, 475, 609, 818.
Kiesow II, 423, 437.
Kihlmann I, 213, 220; II, 304.
Kinoshita I, 462.
Kinzel II, 93, 263.
Kionka I, 390.
Kirchner I, 156, 337, 392; II, 87, 91, 95, 253.
Kirschmann I, 326.
Kitao II, 74.
Kitasato I, 548, 558.
Kitt I, 537, 548.
Klebahn I, 41, 93, 119, 170, 180; II, 46, 239, 249, 698, 709.
Klebs I, 45, 84, 90, 112, 132, 288, 296, 302—319, 352—375, 414, 567, 610, 612; II, 11, 33—38, 43, 49, 87—95, 96—119, 130—143, 178, 199, 205, 218, 248—267, 331, 337, 542, 545, 576, 586, 619, 677, 704, 711, 730—737, 746, 768, 774, 776, 784, 792.
v. Klecki I, 568.
Klein, B. II, 869.
Klein, J. II, 112, 117, 461.
Klein, L. II, 103, 705.
Klemm I, 37, 82, 580; II, 103, 107, 183, 189, 206, 317, 319, 343, 345, 571, 576, 764—770, 797, 817, 820.
af Klercker I, 82, 492; II, 391, 580.
Klinger I, 339.
Klöcker I, 567; II, 242.
Knierim I, 570.
Knight I, 137, 195, 213, 243, 590; II, 100, 149, 195—199, 216, 266, 420, 559, 566, 586, 641, 658.
Knoblauch II, 495, 850.
Knoch II, 485, 838—842.
Knop I, 103—139, 222, 397, 399, 412—433, 524, 599.
Kny I, 143, 219, 549; II, 35, 48, 107, 110, 125, 157, 158—220, 459, 565.
Kobert II, 332, 337.
Koch, A. I, 474; II, 18, 329, 339.
Koch, L. I, 351, 355, 431; II, 206, 418.
Kochs I, 391; II, 282, 322.
Kohl I, 100, 113, 171, 198—229, 291, 336, 426, 430, 486, 490; II, 37, 51, 100, 142, 219, 372, 402, 575, 596, 601, 613, 623, 635, 652—670, 706, 712, 774, 781.
Kolkwitz I, 61; II, 35, 71, 112, 120, 370, 403, 411, 701—711, 775, 784, 844.
König I, 110, 157, 191, 378, 446, 455, 457, 617, 620.
Konno II, 294.
Koorders II, 18.
Kopp I, 411.
Köppen I, 101, 332; II, 93, 95, 269.
Koernicke II, 741.
Korthals I, 262.
Kosaroff I, 212.
Kossel I, 53, 55, 57.
Kossiakoff II, 337.
Kossowitsch I, 139, 385—397.
Kosutany I, 402.
Kowalevsky I, 82.
Krabbe I, 66, 120, 506; II, 11, 17, 28—42, 51, 55, 66, 69, 70—75, 103, 146, 275, 549, 559, 603, 614, 654, 686—695.
Krašan II, 260, 262, 495.
Krauch I, 510.
Kraus, C. I, 136, 139, 236, 241, 244, 260, 340, 431; II, 114, 199, 499, 500, 528, 613.
Kraus, G. I, 123, 227, 297, 302—336, 473—496, 527, 529, 588, 592,

597, 616; II, 17, 20, 23, 33, 65—75, 98—118, 253, 255, 271, 454, 545, 576—578, 667—672, 779, 782, 831—844, 855.
Kraus, R. II, 95.
Krehl II, 829.
Kreidl II, 642.
Kretzschmar II, 819.
Kreusler I, 292—345, 528—576, 599, 620.
Kreuzhage I, 430.
Kronfeld II, 197.
Krönig II, 324, 335, 351.
Krüger I, 353, 408.
Krukenberg I, 363, 490; II, 855.
Kruticki I, 188; II, 535.
Krutizky I, 224.
Kuckuck II, 264.
Kulla II, 219.
Kühn I, 114, 396, 429.
Kühne I, 580, 582; II, 296, 305, 310, 333, 728, 764, 766, 794—820.
Kulisch I, 617.
Külz I, 500.
Kundt I, 186.
Kunisch II, 298, 301.
Kunkel II, 332—349, 865—875.
Kunstmann I, 527, 532, 574.
Kunze II, 612.
Kurth II, 329.
Kurzwelly II, 324.
Küstenmacher I, 494; II, 212.
Küster I, 60, 468, 478; II, 62, 70, 148, 156, 212, 261.
Kutscher II, 852.

L.

Labbé II, 299.
Laborde I, 371.
Ladenburg I, 126, 430.
Lafar I, 363, 496, 511, 516, 561—571; II, 93, 96, 318, 331.
Lagerheim II, 90.
Lamarck II, 28, 837.
Lamartina I, 399.
Landolt I, 336.
Landrin I, 535.
Lange, F. A. I, 8.
Lange, G. I, 484.
Lange, Th. I, 184; II, 37.
Lange, W. I, 430.
Langendorff I, 224, 239; II, 26, 869.
Langley I, 326; II, 860.
Laskovsky I, 460, 529, 532, 535, 615.
Laspeyres I, 226.
Laudenbach II, 642.
Laurén I, 575.
Laurent I, 295, 353, 387—402, 474, 497, 539, 558; II, 67, 318.
Lauterborn I, 80; II, 709.
Lawes I, 393.
Laxa II, 96.
Lazniewski II, 142.
Lechartier I, 186, 544, 576.
Leclerc du Sablon I, 471, 535, 606—614; II, 427, 431, 487.
Lecomte I, 240, 586.
Lecoq I, 186; II, 380.
Lefebure II, 94.
Lehmann, K. B. I, 432; II, 704, 852—860.
Lehmann, O. I, 60, 101, 201, 206; II, 29, 40, 62, 308, 313, 699, 715.
Leitgeb I, 115, 141, 171, 258; II, 33, 105, 125, 182, 191, 292, 576, 681, 802.
Lemström II, 867.
Lendner II, 102, 117, 119.
v. Lengerken II, 417, 426.
Leod II, 122.
v. Lepel I, 382.
Lesage I, 306, 567; II, 142.
Letellier II, 594, 658.
Leuckart II, 222.
Lewin II, 333.
Lewis II, 780, 786.
Lewith II, 294.
Lieben I, 341.
Liebenberg I, 427.
Liebig I, 63, 110—156, 312, 341, 353, 406, 424, 503, 530, 561.
Liborius I, 505, 519, 537—563.
Lidforss I, 117, 428, 514, 615; II, 20, 130, 138, 336, 495, 511, 584.
Liesegang II, 29.
Lietzmann I, 165.
Lind I, 156.
Lindau I, 357; II, 52.
Lindemuth II, 215, 217.
Lindet I, 617.
Lindley I, 136; II, 384.
Lindsay II, 71, 88, 455.
Linné II, 492.
Linossier I, 371, 398.
Linsbauer II, 483.
Linsser II, 267, 270.
Lintner I, 565, 575.
Linz I, 507, 612.
Lippmann I, 468.
Lister II, 770.
Livingstone II, 136, 140.
Loeb II, 82, 155, 177, 205, 336, 594, 630, 647, 702, 770, 776, 792, 821—826.
Lommel I, 333.
Lookeren I, 495.
Loomis II, 395.
Lopriore I, 316, 575, 581; II, 121, 130, 207, 333, 795—797.
Lorch II, 140.
Lory I, 525, 529.
Löseke I, 381.
Lotze I, 8; II, 159.
Loew, Oscar I, 57, 82, 348, 369, 382, 401, 423—433, 464, 493, 500, 559; II, 334—344.
Loew, Otto II, 802.
Lubbock I, 610.
de Luca I, 475, 543, 545, 576.
Lucanus I, 396—399, 421—429, 598.
Lucas I, 582.
Luck I, 287.
Lüderitz I, 539, 550.

Lüders II, 780.
Ludloff II, 821, 824.
Lüdtke I, 458.
Ludwig, C. I, 62.
Ludwig Fr. I, 493, 594; II, 261, 307, 338, 385, 398, 413, 416, 500, 537—542, 699, 831, 852—860.
Lund I, 576.
Lüpke I, 414, 424.
Luerssen II, 778.
Lütkemüller II, 711.
Lutz I, 619; II, 275.

M.

Macagno I, 338.
Macaire I, 113; II, 151.
Maccallum I, 420.
MacDougal I, 307; II, 115, 210, 421—431, 452, 473, 475, 495, 532, 590, 661—668.
Macfadyen II, 852, 860.
Macfarlane II, 442—475, 488.
Mach I, 617.
MacKendrick II, 306.
MacKenney II, 394, 852—857.
MacMillan I, 365; II, 15, 23, 26, 258.
MacNab I, 201; II, 839.
Magnien I, 188.
Magnol I, 199.
Magnus, P. II, 208.
Magnus, W. II, 744.
Maier, H. N. II, 705.
Maige II, 102, 395, 615, 677.
Malaguti I, 111, 432.
Maldiney II, 121.
Malfatti I, 55.
Mallève I, 477.
Malpighi I, 207, 530, 595, 607.
Maly I, 155.
Manassein II, 294.
Mangin I, 50, 115, 162, 167, 220, 292, 304—331, 425, 427, 477, 481, 524—575; II, 110.
Mann II, 197.
Maquenne I, 341, 475, 534, 575.
Marcet II, 534.
Marchal I, 459.
Marchlewski I, 297.
Mares II, 889.
Marey I, 224; II, 26, 706.
Marggraf I, 410.
Mariotte I, 142, 207, 222; II, 33.
Marloth I, 113, 144.
Marquart II, 301, 787.
Marschall I, 446.
Marshall II, 851.
Martin I, 188.
Massart II, 138, 156, 203—232, 330, 361, 548, 575—583, 605—632, 677, 731—737, 755, 773, 791—818, 855.
Matruchot II, 135, 140, 766.
Matteucci I, 246.
Mattirolo I, 132; II, 199.
Mattzuschita II, 750.
Mäule II, 156.
Maumené I, 432, 477.
Maupas II, 251, 730.
Maxwell I, 145; II, 20.
v. Mayenburg II, 811.
Mayer, A. I, 145—156, 280, 309—344, 383—401, 403—426, 500—504, 528—577; II, 96, 139.
Mayershausen I, 550.
Mayo II, 456.
Mazé I, 390; II, 141, 292.
Mazotto II, 866.
Meinecke I, 141.
Meischke II, 55, 378, 524, 652—659.
Meissner I, 322, 345; II, 11, 185, 691—695.
Meister I, 151.
Mellink II, 32, 51.
Melnikoff I, 115, 427.
Melsens I, 576; II, 147, 306.
Meltzer II, 153.
Mendel II, 237.
Mendelssohn II, 123, 628, 767, 792.
Mène I, 393.
Mer I, 305, 591, 618; II, 114.
Mereschkowsky II, 708.
Merget I, 161, 187, 224.
Merlis I, 615.
Mesnard I, 479, 502, 534, 607—617.
Meyen I, 183, 193, 240, 411, 530; II, 3, 296, 381, 384, 396, 456, 710, 718, 727, 729, 817, 852.
Meyer, A. I, 62, 66, 295, 301, 308, 473—507, 620; II, 40, 219, 746.
Meyer, C. T. W. II, 17.
Meyer, G. I, 474, 499.
Meyer, J. II, 306.
Meyer, L. I, 125, 155.
Michaelis II, 96.
Micheli II, 784.
Miehe II, 193, 225, 361, 605—613, 651, 656, 791, 819.
Mielke I, 492.
Migula I, 317; II, 43, 96, 108, 136, 239, 318, 494, 700—705, 852.
Millardet I, 296, 616; II, 69, 506, 526.
v. Minden II, 458.
Miquel I, 229, 559.
Mirbel II, 181, 566, 680.
Mitschka II, 635.
Miyake II, 20, 838.
Miyoshi I, 360; II, 96, 458, 583—586, 626, 803, 810.
Möbius I, 357; II, 8, 92, 104, 106, 199, 251, 265, 371, 483, 487, 652, 671.
Mohl I, 156, 172, 208, 221, 290, 317, 319, 403, 436, 497, 531, 595, 612; II, 59, 125, 184, 261, 276, 302, 383—396, 402—456, 536, 618, 667, 710, 714.
Moissan I, 529.
Moldenhauer I, 154.

Molisch I, 99, 116, 154, 172, 257, 297, 318, 349, 387—399, 404—433, 495, 498, 531, 558, 620; II, 130, 217, 276, 298, 300—315, 584—587, 605, 698, 741, 765, 851—860.
Moll I, 164, 223, 235, 258, 260, 313; II, 8, 75.
Molle I, 499.
Möller, A. I, 352, 359; II, 7, 19.
Möller, H. I, 392, 492, 546.
Möller J. II, 123.
Molliard II, 140, 210, 252, 766.
Montemartini I, 316; II, 8, 15, 274.
Monteverde I, 296, 317, 329, 462.
le Moore I, 344; II, 780, 781, 784, 788.
Morck I, 392.
Morgen I, 299, 338; II, 110.
Morkowine II, 339.
Morren II, 384, 464—485, 531.
Mosso I, 302, 306, 474, 505—509, 607, 615; II, 335.
Mottier II, 44, 124, 126, 572, 789.
Mousson II, 313.
Mulder I, 109, 406, 502; II, 257.
Müller, C. I, 210, 420, 432; II, 34, 62.
Müller, Fr. I, 591; II, 264—270, 380.
Müller, J. I, 14.
Müller, L. I, 496.
Müller, N. J. C. I, 165—186, 220, 314, 324, 329, 496; II, 10, 71, 73, 92, 95, 106, 191, 265, 573, 578, 618, 655, 659.
Müller, O. I, 122, 459, 461; II, 36, 220, 382, 417—427, 709.
Müller, P. E. I, 358; II, 675.
Müller-Hettlingen, J. II, 122, 593, 869.
Müller-Thurgau, H. I, 135, 305, 403, 514, 529, 574, 577, 616—620; II, 75, 110, 199, 213, 265—273, 298—315, 567, 575, 596, 618—647, 652—663, 849.
Munk II, 438, 456, 463, 492, 864, 869, 873.
Münter II, 11.
Munting I, 262.
Müntz I, 347, 382, 475, 479, 492, 533, 543, 615, 617.
Murbeck II, 585.
Musset I, 262, 268; II, 621.
Mustel I, 213; II, 262.

N.

Nabokich II, 533.
Nadelmann I, 481, 614.
Nadson I, 36, 301—329, 353.
Nagel II, 361, 630, 647, 755, 770, 776, 778.
Nägeli I, 41, 59—68, 89—125, 194, 209, 221, 271, 291, 371, 395, 398, 404—434, 449, 459, 476, 490—515, 541—567, 609; II, 3—18, 33—40, 44, 64, 66, 70, 91, 102, 153, 206, 225, 233, 239, 293—334, 370, 386, 450, 698—729, 760—774, 789, 798, 815, 821, 846.
Nasse I, 554.
Nastukoff I, 558.
Nathansohn II, 10, 15, 37, 39, 48, 51, 178, 886.
Naudin II, 302.
Naumann I, 186.
Nawaschin II, 714.
Nees von Esenbeck II, 858.
Neger II, 576.
Neljubow II, 616.
Němec II, 49, 228, 591, 606—645, 665, 789, 819.
Nencki I, 298, 516.
Nernst II, 826.
Nestler I, 261; II, 819.
Neubauer I, 244.
Neubert II, 565.
Neumeister I, 407, 420, 422, 461—479, 499—512.
Newcombe II, 39, 42, 50, 140, 149, 286, 456, 588.
Nickel I, 494, 498.
Nicotra II, 62.
Niklewski II, 454.
Nilson I, 422.
Nischimura I, 378.
Nitschke II, 461, 556.
Nobbe I, 64, 103, 115, 135, 387—393, 414—433, 529, 607, 610; II, 95, 99, 106, 123, 130, 263, 267, 293, 324, 327.
Nöggerath II, 858.
Noll I, 18, 219, 345, 414; II, 10, 28—38, 83, 90, 107, 138, 154, 187, 189, 205, 219, 304, 393, 403—426, 513, 548, 561—598, 617—645, 661—671, 682—695, 853.
Nordhausen II, 11, 15, 157, 416, 585.
Nördlinger II, 74, 125, 196.
Novy I, 542.
Nowacki I, 598.
Nowakowski II, 701.

O.

Ockel II, 428.
Ohlert I, 134; II, 9.
Oker-Blom II, 863.
Olive II, 777, 805, 816.
Oliver II, 435, 458, 472, 483, 500.
Oels II, 571.
Oltmanns I, 122, 337, 414, 497; II, 90—95, 97, 137, 264, 356, 381, 385, 480—488, 502, 505, 573—576, 615, 622, 647, 652, 677—695, 761, 768, 773, 780, 787.

Omeis I, 617.
Omeliansky I, 591; II, 128.
Ono II, 128.
Oppenheim II, 347.
Ortmann II, 238.
Ostwald I, 9, 90, 120, 125, 144, 330, 339, 348, 465, 504, 519; II, 29, 42, 226, 308, 312, 350, 699, 832, 862, 869, 878.
Ott II, 61.
Otto I, 391, 432; II, 143, 338.
Oudemanns I, 154, 615; II, 464.
Overton I, 82, 88; II, 333—345, 583, 701, 774.

P.

Pacher I, 219, 228.
Pacht I, 86.
Palisa II, 205.
Palla I, 36, 41, 80, 302.
Palladin I, 319, 457—464, 526, 530, 534, 544, 574, 582; II, 115.
Palm II, 386, 402, 407, 432.
Pammel I, 540.
Pantanelli II, 371, 500, 527.
Paoletti II, 483, 500, 535.
Pappenheim I, 164, 183.
Passerini II, 837, 848.
Pässler I, 597, 615.
Pasteur I, 371, 375, 515, 539, 541, 545, 550, 561, 567; II, 291, 293, 324, 845.
Paul II, 324, 335, 351.
Pauli II, 720.
Pawlewski I, 507.
Payen I, 115.
Payer II, 578.
Pearl II, 824.
Peckolt I, 244.
Pedersen I, 572; II, 87, 93, 96.
Peirce I, 136, 198, 319, 352, 355, 360, 499; II, 145, 210, 219, 393, 418—422.
Pellet I, 405.
Pennigton II, 119.
Penzig I, 474.
Perdrix I, 568.
Perseke I, 140.
Pertz I, 314; II, 389, 490, 508, 567, 596, 621, 633.
Peter II, 264.
Petermann I, 386.
Peters I, 152, 615; II, 156.
Petersen II, 262.
Pethybridge II, 136.
Petit I, 421.
Petruschky I, 490.
Pettersson II, 137, 331.
Peyritsch II, 207.
Peyron I, 188.
Pfaundler I, 38.
Pfeffer I, 2—19, 34—57, 59—69, 77—157, 162, 195, 205, 242—266, 272—281, 288—348, 353—376, 408, 417, 422, 435, 446—520, 521—580, 587—617; II, 4—25, 26—38, 42—48, 55—66, 65—71, 83, 91—115, 125, 143—154, 166—230, 271, 278, 286—348, 354—378, 380—397, 417—432, 436—475, 483—526, 531—536, 547—560, 566—595, 599—649, 650—671, 674, 698—747, 751—788, 798—823, 829—833, 845, 847, 878—894.
Pfeiffer I, 387, 468, 617.
Pfitzer I, 201, 210; II, 11—21, 34, 540, 709.
Pflüger I, 561, 581; II, 852, 854, 858.
Philippi I, 204, 432; II, 166.
Phisalix I, 498; II, 242.
Pick I, 496; II, 183.
Pickering I, 59.
Pictet I, 544; II, 300—306.
Pierre I, 431, 599.
Pistone de Regibus I, 474.
Pitra I, 236, 241, 248, 355.
Pitsch I, 382, 396.
Planchon II, 135, 499.
v. Planta I, 266, 615, 620.
Plenge II, 701, 705.
Plinius II, 492.
Plowmann II, 869.
Poggioli II, 578.
Poiret I, 287.
Polacci I, 422.
Pollock II, 157, 590, 608, 655, 667.
Polstorff I, 113, 411, 424.
Popoff I, 512; II, 845.
Popovici II, 14, 93.
Porteau I, 209.
Portele I, 617.
Portes I, 494, 617.
Posternak II, 720.
Potonie II, 196.
Potts I, 599; II, 586, 746.
Pouchet II, 294.
Poulsen I, 265.
Prael I, 484.
Prantl I, 260, 474, 608, 620; II, 100—110, 136, 182, 207, 258, 396, 576.
Prazmowski I, 388, 568.
Preuss II, 334, 652.
Preyer I, 30; II, 282.
Prianischnikow I, 321, 427, 456, 458, 462, 464, 615.
Prillieux I, 336; II, 65, 166, 304, 306, 781.
Pringsheim I, 91, 115, 286, 290, 302—335, 482, 547; II, 6, 189, 319, 770, 780, 796.
Prinsen Geerligs I, 398.
Prinz II, 849.
Pristley I, 289.
Proust I, 447.
Prove I, 499.
Prowazek II, 579.
Prunet I, 620; II, 191.
Pugh I, 393.
Pulst II, 334.
Puriewitsch I, 37, 81, 310, 341, 384, 518, 521, 534, 572, 603, 612.
Pütter II, 702, 817—826.

Q.

Querton II, 869, 871.
Quincke I, 86, 94; II, 648, 719, 746.
Quinquaud I, 573.

R.

Rabe I, 424.
Rabinowitsch I, 537; II, 91, 96, 292.
Raciborski I, 186, 371, 422; II, 105, 126, 134, 136, 186, 197, 207, 404.
Radziszewski II, 859.
Raffenau-Delile I, 178.
Rameaux II, 848, 849.
Ranke II, 864, 869, 873.
Raoul I, 88.
Rapp I, 566; II, 153.
Raspail I, 115.
Rathey I, 484.
Ratschinsky II, 667.
Raulin I, 373, 398, 408, 420, 426.
Raumer I, 366, 427.
Rautenberg I, 114, 396, 429.
Rauwenhoff I, 154, 214, 244, 381, 615; II, 98, 100, 117, 254, 257.
Ray I, 236; II, 101, 126, 149, 153, 455.
Rechinger II, 156, 191, 204, 206, 265.
Regel I, 355, 502.
Régnard I, 64, 286, 528.
Reiche II, 271, 276.
Reichhardt I, 619.
Reinhardt I, 515; II, 6—21, 37, 128, 137, 151, 330, 380.
Reinitzer I, 477, 494, 509, 521.
Reinke I, 57, 212, 265, 295, 315—340, 349, 371, 381, 398, 456, 490, 547, 561; II, 6, 21, 23, 59, 62, 110, 123, 153, 187, 199, 234, 258, 729, 779, 851.
Reinsch I, 141.
Reiss I, 489, 614.
Rendle I, 301.
Resa I, 132, 135; II, 262.
Reuss II, 15, 20, 26, 74.
Rhumbler II, 713—748, 761, 817, 828.
Richards I, 292, 373, 408, 421, 529, 534, 576; II, 836, 841.
Richardson I, 310; II, 321.
Richet I, 425.
Richter, A. I, 122, 306, 319, 414; II, 137, 330.
Richter, E. II, 605.
Richter, J. II, 106, 126, 148, 179, 196, 565, 570, 576, 612.
Richter, L. I, 394.
Richter, O. II, 381.
Ricôme II, 98, 116.
Riecke I, 62.
Rieder II, 121.
Rimbach II, 16, 263, 564, 675.
Rimpau II, 20.
Rischawi I, 529, 572; II, 593.
Risler I, 225, 340.
Risse I, 421, 431.
Rissmüller I, 597.
Ritter II, 750, 793—796.
Ritthausen I, 68, 381.
Rittinghaus II, 294, 304.
Rochleder I, 109, 447, 454, 492, 494, 500.
Rodewald I, 62, 579; II, 40, 833, 836, 881.
Rodier II, 380.
Rodrigue II, 370.
Rollo I, 446, 545.
Roloff II, 854.
Romanes II, 324.
Romer II, 837, 842.
Rosanoff I, 296; II, 792.
Roesele II, 820, 821, 825.
Rosenberg II, 514, 618, 620; II, 49, 460, 466, 468.
Rosenvinge II, 186, 190.
Ross II, 565.
Rossbach II, 736.
Rostafinski II, 140, 546.
Roestel I, 615.
Roth II, 461, 815.
Rothert I, 620; II, 11, 13, 41, 211, 361, 379, 391, 395, 542—548, 581—594, 599—628, 652—664, 705, 730, 751—810.
Rotondi I, 244.
Roux I, 271; II, 3, 4, 179, 190, 204, 209, 242, 826, 828.
Royer II, 484, 493.
Rubner I, 331, 558; II, 836, 889.
de la Rue I, 261.
Rumph II, 853.
Russel I, 391.
Russow I, 178, 198, 204, 619; II, 275.
Rützow II, 11, 656.
Rywosch I, 615.
Rzentowsky II, 114.

S.

Sabanejew II, 312.
Sabanin I, 460.
Sabrazès I, 576.
Sachs, I, 21, 31, 34, 51, 60, 64, 136—153, 178, 192—262, 272, 291—338, 353, 396—429, 446—497, 587—620; II, 3—26, 33, 44—55, 64—73, 78—95, 98—119, 124, 141, 155, 172—194, 234, 255—275, 288—353, 368, 380—396, 404, 420, 455, 459, 492, 526, 531, 548—598, 623—647, 651—667, 679—682, 764, 768, 775, 787.
Sachsse I, 152, 222, 234, 302, 313, 354, 380, 383, 421, 459, 483, 533, 615.
Saikewicz I, 574.
Sadebeck II, 105, 327.
Sagot I, 607.
Saintpierre I, 188.
Salm Horstmar I, 354, 409, 421, 432.

Salter II, 40.
Samassa II, 46, 335, 795—797.
Sames II, 96.
Sandsten II, 130.
Sanio II, 8.
Saposhnikow I, 301—308; II, 658.
Sarauw I, 358.
Sarrabat I, 246.
Saussure I, 86, 109, 111, 187, 290—316, 354, 393, 406, 411, 424, 427, 525—545, 616; II, 325, 838—841.
Sauvageau I, 50, 171, 242.
Savart I, 71.
Schaar I, 618.
Schacht I, 601; II, 260.
Schadee van der Does II, 294.
Schaefer, I, 172; II, 764.
Schaffner II, 695.
Schaible II, 131.
Scharp I, 511.
Schattenfroh II, 292.
Schaudinn II, 122, 745.
Scheele I, 530.
Scheit I, 182, 204, 248.
Schell I, 497.
Schellenberg I, 175, 484; II, 32, 37, 51, 60, 676.
Scheltinga II, 296.
Schenk, Fr. II, 821—825.
Schenck, H. I, 163; II, 140, 142, 383, 398—421, 586.
Schenck, S. L. II, 767.
Schenkenmeyer II, 447.
Scherer I, 187.
Scherffel I, 116, 365.
Schilbersky II, 207.
Schilling I, 100, 477; II, 384, 507, 884.
Schimkewitsch II, 744.
Schimper, A. I, 68, 83, 137, 141, 209, 264, 293—319, 397, 401—428, 486, 587—596, 615; II, 40, 79, 92, 97, 109, 115, 139, 143, 264—276, 297, 327, 332, 466, 468, 563, 575, 779—788.
Schimper, C. II, 83, 125.
Schimper, W. II, 328, 407.
Schindler I, 64.
Schiönning I, 567; II, 242.
Schleichert I, 504—508.
Schleiden I, 271, 354, 423.
Schlicht I, 358, 363,
Schlickum I, 612.
Schlösing I, 217, 304, 380—387, 396, 554.
Schlossberger I, 111.
Schmid, B. II, 142, 191, 262.
Schmid, E. I, 64.
Schmidt, B. II, 153.
Schmidt, G. C. II, 854.
Schmidt, K. E. F., I, 199.
Schmidt, O. I, 317; II, 686.
Schmidt, P. II, 786.
Schmidt, R. H. I, 85, 363, 371, 468, 478, 511, 606, 615.
Schmidt I, 261.
Schmidt-Nielsen II, 331.
Schmiedeberg I, 458.
Schmitz, F. I, 45, 257, 296, 301; II, 33, 37, 206, 779—784.
Schmitz, J. II, 151, 253, 305, 565, 841—843.
Schmöger I, 310.
Schneider I, 357, 392.
Schniewind-Thies I, 265.
Schober II, 100, 121, 563.
Scholz II, 149, 158, 391, 393, 614.
Schomburgk II, 271.
Schostakowitsch I, 567; II, 96, 103, 136, 205.
Schottelius I, 498.
Schrammen II, 744.
Schreiber II, 87, 92, 134.
Schröder, Br. II, 710.
Schröder, G. II, 267, 322—328.
Schröder, J. I, 243, 380, 591, 596, 618.
Schrodt II, 543, 544.
Schröter, C. I, 156, 283, 337.
Schröter, J. II, 103.
Schübeler I, 498; II, 92, 267, 493.
Schübler II, 306, 333.
Schuhmacher I, 135; II, 305.
Schullerus I, 594.
Schultz II, 121, 320.
Schultze, M. II, 296, 708—711, 727, 764, 766, 815.
Schulz, A. II, 381, 385.
Schulz, C. H. II, 838.
Schulz, M. I, 381, 575.
Schulz-Fleeth I, 147, 435.
Schulze, E. I, 55, 85, 187, 266, 380—399, 422, 454—511, 614—616; II, 334.
Schulzer v. Müggenburg II, 103, 107.
Schumann, K. 173, 731.
Schumann, P. II, 81.
Schunck I, 297.
Schütt I, 36, 41, 50, 298; II, 36, 220, 450, 698—711, 774.
Schützenberger I, 316, 321, 565, 573.
Schwann I, 561.
Schwarz, Fr. I, 47, 56, 132, 186, 296, 322, 490; II, 15, 18, 44, 123, 126, 151, 274, 625, 658, 704, 791.
Schwarz, G. II, 333, 336.
Schwendener I, 62, 70, 172, 193, 202—209, 239, 594; II, 10, 11, 33, 34, 51—54, 55—73, 173, 314, 370, 378, 391, 401—408, 450, 452, 485—527, 544, 614, 650, 654, 686—695, 699, 728, 784, 798, 817, 821.
Seckt II, 579.
Seddig II, 743.
Seifert I, 570.
Seignette I, 620; II, 832, 836, 839, 851.
Selmi I, 543.
Sendtner II, 268.

Senebier I, 109, 133, 289, 336, 411, 447, 497; II, 101, 104, 117, 837, 853.
Senft I, 157.
Senn II, 136, 730, 744, 786.
Serno I, 397, 399.
Serres II, 88.
Sestini I, 384, 419, 426.
de Seynes II, 334.
Shibata II, 17, 744.
Sieber I, 407.
v. Siebold II, 701, 708.
Siedler I, 198.
Siegert I, 103, 115.
Siemens I, 336.
Sigmund I, 510; II, 130, 333.
Simon I, 354.
Simons II, 383, 394.
Singer II, 587, 616.
Sirodot II, 103.
Siroz I, 618.
Smith I, 495, 539, 544, 558.
Sokolowa II, 6, 36, 128, 151, 380.
Solms-Laubach II, 240.
Solvay II, 122.
Sonntag II, 11, 60.
Sorauer I, 431; II, 126, 139, 156, 288, 338.
Sorel I, 575; II, 337.
Sorokin II, 118, 576, 768.
Sosnowski II, 792.
Soetbeer II, 829.
Sowinsky II, 850.
Spalding II, 590.
Spallanzani II, 293.
Spatzier I, 495.
Spencer I, 41; II, 159.
Spiro II, 294.
Sprengel, C. K. II, 481.
Sprengel, C. I, 154, 406, 411, 489, 601.
Ssurosh I, 346.
Staby II, 277.
Stadler I, 265.
Stahl I, 112, 116, 140, 163, 172, 180, 216—257, 306, 313, 345, 430, 486, 493, 496, 501; II, 13, 48, 60, 99, 105—107, 138, 187, 190, 210, 330, 384—396, 483—510, 564—583, 614, 695, 711, 767—816.
Stammaroff II, 20, 110, 565.
Standfuss II, 93, 250.
Stange I, 121, 414, 452; II, 116, 137.
Stebler II, 11, 110, 258.
Stein I, 366; II, 157.
Steinbrinck I, 61, 69, 205; II, 542—544.
Steiner II, 642.
Steinmetz I, 570.
Stenström I, 213, 221; II, 115, 309, 499.
Stephan I, 108.
Stephanides II, 134.
Stevens II, 333, 351.
Steyer II, 459, 535, 565—594, 603, 652.
Stich I, 528, 546—551, 576.
Stilling I, 82.
Stocklasa I, 422.
Stohmann I, 137, 348, 412, 428.
Stöhr I, 317.
Strasburger I, 35—49, 67, 109, 165, 178, 180, 193—255, 430, 483, 586—593, 602, 618; II, 15, 33—37, 44, 49, 110, 112, 179, 190, 210—217, 252, 275, 296, 302, 438, 542, 545, 585, 609, 612, 647, 700—746, 760—817.
Strehl II, 11, 13, 99, 258.
Strodtmann II, 698.
Strub II, 292.
Struve I, 545.
Stutzer I, 114, 309, 347, 388, 390, 490, 516, 537, 540, 558.
Suchsland II, 852, 854, 856, 858, 860.
Sullivan I, 504.
Surmont II, 242.
Sylvestre II, 384.

T.

Tacke I, 385.
Tammann I, 88, 123, 409, 423, 433, 459; II, 313.
Tammes II, 318, 321.
Tangl II, 819.
Tanret I, 620.
Tarchanoff II, 852, 854, 856.
Targioni-Tozzetti I, 433.
Tassi II, 130, 535.
Temme I, 484.
Teodoresco II, 99, 101, 115, 117, 136.
Ternetz II, 103, 134, 140, 142, 723, 728.
Thate II, 672.
Theorin I, 495.
Thiel I, 135.
Thiele I, 369, 373; II, 87, 91, 96.
Thiselton-Dyer II, 303.
Thomas I, 172; II, 100.
Thomson I, 421.
Thouvenin II, 121.
Thumann I, 498.
Thuret II, 332, 545, 775, 802.
van Tieghem I, 85, 186, 230, 324, 607, 612; II, 135, 206, 282, 598.
Tietz II, 87, 92, 95.
Tigerstedt II, 437.
Timiriazeff I, 334, 340.
Timpe I, 490.
Tischutkin I, 366.
Tittmann I, 221, 592; II, 16, 154, 192, 204, 208.
Tobler II, 540.
Tollens I, 59, 413, 446, 468—492, 565.
Tolomei II, 123.
Tompa II, 869, 872, 874.
Tompson I, 504.
del Torre I, 384.
Townsend I, 45, 483; II, 38, 46, 130, 158, 175, 227, 231, 535, 747.
Trambusti II, 337.
Traube I, 90, 483, 541, 545; II, 641.
Treub I, 142, 381, 399, 454, 594; II, 213, 416.

Treviranus I, 133, 194, 207, 502, 607; II, 123, 196, 339, 384, 536.
Trinchinetti I, 86, 109, 354.
True I, 415; II, 74, 91, 93, 137, 331, 334, 349, 351, 518.
Trzebinski II, 428, 459.
Tschaplowitz I, 217.
Tschirch I, 101, 171, 296, 329, 501, 612; II, 334, 336, 338, 500.
Tschoudy II, 217.
Tsilinsky II, 89, 91, 96.
Tswett II, 784, 815.
v. Tubeuf II, 142.
Tulasne II, 853.
Tyndall II, 849.

U.

Uhlitzsch II, 11.
Ulbricht I, 244.
Uloth II, 87, 95.
Unger I, 113, 138, 143, 164, 178, 193—232, 242, 263, 268, 290, 354, 595; II, 455, 701, 765.
Urich I, 380.
Usteri II, 457.

V.

Vaizey I, 197.
Vallot II, 17.
de Varigny II, 333.
Vaudin I, 422.
Velten II, 296, 714—728, 764, 778, 785, 814, 818, 864—874.
Verschaffelt I, 230.
Verworn I, 44; II, 155, 235, 287, 609, 705—722, 758—825.
Very II, 860.
Vesque I, 204, 212, 220, 223, 228, 524.
Vesque-Püttlingen II, 724.
Vierordt I, 329, 336.
Vignal I, 526.
Villari II, 74, 866.
Ville I, 393, 397, 406.
Vines I, 193, 239, 366; II, 110, 116, 453, 455, 487, 648.
Vöchting I, 307, 351, 474, 497, 590, 620; II, 8, 75, 99—119, 124—126, 141—154, 166—234, 278, 381, 391, 483—495, 559—596, 603—614, 652—658, 682—695.
Vogel I, 86, 313, 500; II, 316.
Voegler II, 800, 813.
Voigtländer I, 78.
Volkens I, 113, 144, 171, 184, 210, 260; II, 262, 848.
Völker I, 366.
Voss II, 402—412.
de Vries I, 84, 92, 109, 121—125, 178, 214, 310, 316, 365, 401, 497, 499, 592—620; II, 15, 31, 34, 64, 66, 70, 83—95, 116, 137—139, 201, 217, 233, 235—240, 262, 275, 288—296, 331, 374, 386, 395, 401—432, 462, 466, 559, 614, 638, 651—670, 682—694, 765, 784, 818.
de Vriese I, 550; II, 837—842.
Vrolik I, 550; II, 837—842.

W.

Waage I, 134, 491, 494.
Wachtel II, 605, 659.
Wächter II, 140.
Wagner I, 114, 171, 397, 421.
Wahrlich I, 97, 360.
Wakker I, 302, 458; II, 141, 146, 191, 205, 210.
Walden I, 80, 88, 126; II, 863.
Waldeyer II, 244.
Wallengren II, 744, 794, 822—825.
Waller II, 797, 864, 869, 872.
Wallich II, 17.
Walliczek I, 100, 477.
Walser I, 113.
Walther I, 337; II, 88.
Walz II, 99, 104, 542, 546, 768.
Warburg I, 310; II, 37, 157.
Ward I, 571; II, 130, 151, 209.
Warming I, 357; II, 150, 495.
Wartmann II, 869.
v. Wasielewski II, 741, 744.
Wasilieff II, 744.
Wasserzug I, 362; II, 243.
Way I, 151.
Weber, C. I, 343.
Weber, R. I, 111, 338.
Wehmer I, 310, 363—375, 380, 404, 421, 425, 459—515, 532, 563, 565, 597; II, 328, 331, 349.
Weigert I, 424, 496.
v. Weinzierl II, 60, 670.
Weismann I, 48; II, 179, 233, 287.
Weiss I, 101, 599.
Weisse I, 170; II, 84, 173, 186.
Welter II, 299.
Weng II, 116.
Went I, 119, 138, 141, 398; II, 10, 16, 305, 563.
Werner II, 135, 140, 744.
Wertheim II, 62.
West II, 108.
Westermaier I, 163, 192, 198, 208, 210, 302; II, 6, 656.
Wettstein I, 265; II, 10, 13, 240, 250.
Weyl I, 322, 548, 558.
Wichura II, 187, 327, 386, 543.
Wicke I, 381, 494.
Wiedemann II, 854, 860.
Wiedersheim II, 527.
Wiegleb I, 410.
Wiegmann I, 113, 354, 411, 424; II, 456.

Wieler I, 82, 137—140, 196—260, 497, 551, 581; II, 131, 137, 142, 262, 275, 586.
Wiesner I, 36—41, 67, 99—143, 165—188, 199—229, 317—343, 476, 484, 529, 594; II, 3—24, 28, 33, 60, 84—125, 186—233, 263—276, 369, 380—397, 412—420, 487—499, 547—694, 830, 839, 850.
Wigand I, 496; II, 9, 566, 658, 723—724, 764.
de Wildemann II, 46, 47.
Wilfarth I, 389.
Wilhelm I, 144, 172.
Will I, 366; II, 325, 328.
Wille I, 101, 143; II, 33, 75, 416, 698.
Williams II, 190, 802.
Wilsing II, 836.
Wilson I, 167, 263, 267, 433, 545, 572; II, 532, 488, 744.
Winkelmann II, 854, 863, 872.
Winkler, A. II, 263, 327.
Winkler, E. II, 381, 397, 407, 576.
Winkler, H. II, 173, 177, 189, 782.
Winogradsky I, 116, 289, 346, 383, 391, 404, 423, 426, 531, 547; II, 128, 768, 770, 772.
Winter II, 575.
Winterstein I, 475, 480.
Wisselingh I, 102; II, 744.
Wittlin I, 482; II, 121.
Wittmack II, 267.
Wittrock II, 327, 485, 780.
Witwer I, 313.
Wjasemsky II, 866.
Wladimiroff I, 127.
Wolf, W. I, 83, 113, 140, 381, 397.
Wolff, E. I, 110, 403—433, 599.
v. Wolkoff I, 324, 329, 528, 573, 577; II, 110, 577, 640.
Wollenweber II, 142.
Wollny I, 158, 234, 338; II, 79, 122, 139, 849.
Woloszczak II, 327.
Woodward I, 109, 207, 222, 412.
Worgitzky II, 422, 427.
Woronin II, 140, 546, 575, 701, 730, 775.
Wortmann I, 82, 140, 306, 382, 413, 506, 545, 567; II, 32, 66, 116, 151, 380, 392, 416—459, 565—585, 635, 667—669, 767.
Wossnesenski I, 548.
Wotzal I, 499, 619.
Wroblewski I, 512.
Wüllner II, 313.
Wundt I, 8.
Wunschmann II, 256, 262.
Wüthrich II, 334, 351.

Y.

Yasuda II, 137.
Yegounow II, 812.
Yerkes II, 648.
Yoshida I, 432.
Yung II, 306.

Z.

Zacharias I, 41, 47, 50, 101, 168, 296, 612, 615; II, 36—44, 652, 742, 744.
Zander I, 594.
Zantedeschi II, 578.
Ziegenbein I, 464, 572.
Ziegler II, 49, 468, 743.
Zikes II, 767.
Zimmermann I, 36—41, 66—70, 97, 115, 288—294, 381, 421, 430, 446—496, 609, 612; II, 33—51, 59, 95, 107, 219, 705, 743, 774, 788, 794, 821.
Zinsser I, 390, 517.
Zöller I, 155, 490, 597.
Zopf I, 96, 156, 257, 298, 350, 361, 365, 446, 486, 496, 620; II, 96, 103, 328, 416, 540, 543, 576, 701, 712, 764.
Zukal I, 620.
Zumstein II, 129.

Sachregister zu Band I und II.

A.

Ablesemikroskop II, 23.
Abrin, Giftwirkung II, 335.
Absorption im Boden und Ursachen derselben I, 151.
Absterben, autogenes II, 283.
— durch Disharmonie der Partialfunctionen II, 282.
— und Entleerung von Organen I, 597.
— Symptome desselben II, 282.
Abwerfen von Blättern und anderen Organen II, 276.
— Einfluss der Aussenbedingungen II, 278.
Accommodation, Begrenztheit derselben II, 81, 90, 246.
— an Concentrationen I, 415; II, 128, 137.
— an Gifte II, 243, 247, 337.
— an Sauerstoffpressung I, 548, 551; II, 131.
— an Temperatur II, 91, 292, 302.
— an Temperatur, Gifte, Concentrationen ist nicht erblich II, 243, 337.
Acetamid, Nährwerth I, 372.
— als Stickstoffnahrung I, 397.
Acrasieen, Chemotaxis II, 805.
— Phototaxis II, 777.
Action und Perception, räumliche Trennung beider II, 599.
Actionsfähigkeit, Fortbestehen bei Unterdrückung der Sensibilität II, 455.
Activirter Sauerstoff, Fehlen in der Zelle I, 552, 554.
Actuelle Energie II, 878.
Adenin als Stoffwechselproduct I, 454.
Adhäsionswasser I, 61.
Adsorption I, 63; II, 878, vgl. Oberflächenenergie.
Aerenchym II, 142.
Aerobe Organismen, Abhängigkeit der Bewegung von der Sauerstoffpressung II, 793.
Aerober Betriebsstoffwechsel I, 522.
Aerobien, Einfluss der Partiärpressung des Sauerstoffs I, 548; II, 131.
— Verhalten bei Sauerstoffentziehung I, 543, 581; II, 143.
— Wärmebildung durch Athmung II, 829, 837.
Aerotaxis II, 803.
Aerotropismus II, 585.
Aggregation durch chemische und mechanische Reizung II, 466.
Aggregationsplasmodien II, 828.
Aggregatzustand des Protoplasmas I, 38; II, 714.
Aitiogen oder aitionom, Definition II, 82, 356.
Aitiogene Reactionen, Eintheilung II, 85.
— Veränderung der Reizbarkeit II, 609 etc.
Aitiomorphosen II, 82, 161.
Aitionastische Bewegungen, Begriff II, 161, 356.
— — Bedeutung der stabilen und labilen Dorsiventralität II, 510.
— — Beeinflussung durch Aussenbedingungen II, 477, 501, 529.
— — Transitorische Wachsthumsbeschleunigungen II, 478.
— Oscillationen mit und ohne Verschiebung der Gleichgewichtslage II, 477.
Aitiotropismus II, 161, 549.
Albumin I, 55.
— actives I, 57.
Albuminoide I, 55.
Albumosen als Reservestoffe I, 457.
Aldehyde I, 340, 372.
Aldrovandia, Insectenfang I, 365.
— Reizbewegungen II, 457.
— Reizfortpflanzung II, 469.
Algen, Accommodation an Lösungen I, 122; II, 137.
— anorganische Nährstoffe derselben I, 404.

Algen, Aschenzusammensetzung I, 110.
— Assimilation von freiem Stickstoff I, 387.
— Austrocknungsfähigkeit II, 328.
— autonome Bewegungen II, 380, 699.
— Chemotaxis von locomotorischen II, 802.
— Cultur derselben I, 415.
— Corrosionswirkung auf Kalkgesteine I, 156.
— Dorsiventralität und deren Entstehung II, 187.
— formativer Einfluss chemischer Agentien II, 136.
— — — von Contact II, 151.
— — — — Licht II, 103.
— — — — Wasser und Turgor II, 143.
— Geotropismus II, 565.
— Gewebespannung II, 70.
— Haftorganbildung durch Contactreiz II, 151, 416.
— Heliotropismus II, 573, 576.
— Incrustation I, 115.
— Lichtentwickelung II, 851.
— Orientirung der Chlorophyllkörper II, 780.
— Peptonalgen I, 352.
— Plasmaströmungen II, 723.
— pulsirende Vacuolen II, 720.
— Räderthierchen im Protoplasten II, 251.
— mit rankenartigen Greiforganen II, 416.
— Regeneration und Reproduction II, 208.
— Reservestoffe I, 620.
— Resistenz gegen Gifte II, 334.
— — — Licht II, 318.
— — — Salzlösungen II, 330.
— — — Temperaturextreme II, 296, 305.
— Ruhezeiten II, 264.
— schwärmende II, 700.
— symbiogene Erfolge II, 210.
— Ursachen der Rhythmik und der Bildung der Fortpflanzungsorgane II, 140, 249.
— Temperatureinfluss II, 87.
— Verticibasalität II, 189.
— Wachsthumsvertheilung etc. II, 6, 11.
— Zerfall der Fäden II, 540.
Alizarin I, 495.
Alkalien, Absorption im Boden I, 152.
— Diosmose I, 83.
— Deformationswirkungen im Plasma II, 798.
— Einfluss auf Transpiration I, 231.
— Giftwirkung und Ursachen II, 344, 351.
— Nährwerth I, 423.
Alkalien, Secretion I, 114.
Alkaliotropismus II, 582.
Alkalische Erden, Nährwerth I, 425.
— Reaction des Protoplasmas I, 490.
Alkaloide, Vorkommen und Bedeutung I, 499.
— Giftwirkungen II, 333, 345.
Alkohol, Production durch intramolekulare Athmung und Gährung I, 540, 543, 565.
— Productionsgrenze und Bedeutung dieser für die Concurrenz I, 515, 567.
— als Nährstoff I, 369.
— Resistenz turgescenter und trockener Objecte gegen denselben II, 324, 333.
— Verathmung I, 532, 566.
Alkoholgährung durch Saccharomyceten und andere Organismen II, 565.
— das wirksame Enzym II, 559.
— Einfluss von Erschütterungen II, 566.
— — des Nährmediums II, 566.
— — der Temperatur II, 573.
— — des Sauerstoffs II, 566.
— Nebenproducte II, 567.
— die vergährbaren Zuckerarten II, 565.
— Wärmebildung II, 845.
Allantoin, Nährwerth I, 372.
— als Stoffwechselproduct I, 454.
Allasotonische Bewegungen II, 374.
Allotrophie I, 349.
Alpenpflanzen, formative Eigenheiten II, 115.
— Verfrühung des Blühens II, 268.
Alterationen, correlative II, 198.
Aluminium, Vorkommen und Bedeutung I, 432.
Alveolarplasma II, 744.
Ameisensäure, Production I, 485, 540.
— Secretion I, 155.
— Verarbeitung I, 369, 560.
Amide, Entstehung durch Synthese und Spaltung I, 399, 463.
— Einfluss des Lichts auf Umbildung in Eiweissstoffe I, 461.
— Nährwerth I, 372, 395.
— als Reservestoffe I, 588, 608.
— als Wanderstoffe I, 588.
Amidobenzoësäure, ungeeignete Stickstoffnahrung I, 399.
Amidosäuren, Nährwerth I, 372.
Amidovaleriansäure als Stoffwechselproduct I, 454.
Amitose, autogene und aitiogene I, 48; II, 48, 178.

Amitose, Conserviren des Artcharakters durch dieselbe II, 179.
Amöben, Cytotaxis II, 828.
— Galvanotaxis II, 822, 825.
— Stoffaufnahme I, 95.
Amöboide Bewegungen II, 697, 712.
— Bewegungen in Dermatoplasten II, 697.
— — Schnelligkeit II, 713.
— — Energie II, 713.
— — Ursachen und Mechanik II, 714.
Ammoniak, Aufnahme von gasförmigem I, 396.
— Ausfällungs- und Granulationswirkung I, 82; II, 467.
— chemonastische Reizwirkung auf Carnivoren und Ranken II, 462, 463.
— chemotropische Reizwirkung II, 584.
— Entstehung im Stoffwechsel I, 459, 540.
— Exhalation I, 381.
— als Reservestoff I, 609.
— — Stickstoffquelle I, 395.
— Verathmung durch Nitrobacterien I, 347, 395, 531.
Ammoniumbasen, Nährwerth I, 372.
Amphibische Pflanzen, formative Differenzen bei Wasser- und Luftleben II, 140.
Amygdalin, Vorkommen und Bedeutung I, 494.
— als Stickstoffnahrung I, 398.
Amylasen, Vorkommen und Wirkungen I, 507.
Anabiose II, 282.
Anaerobien, Abhängigkeit des Leuchtens vom Sauerstoff bei facultativen II, 858.
— Accommodation an Sauerstoff und unbestimmte Abgrenzung von den Aerobien I, 548; II, 131, 337.
— Bedeutung derselben in der Natur I, 536.
— Betriebsstoffwechsel und Gewinn der Betriebsenergie I, 522, 535, 539, 578, 886.
— disjuncte Symbiose I, 351.
— ertragbare Sauerstoffpressung und Verschiebung dieser I, 548; II, 131.
— Nothwendigkeit des Sauerstoffs für die Locomotion der facultativen II, 793.
— obligate, permanente, facultative I, 532, 536.
— öconomischer Coefficient I, 538.
— Stickstoffassimilation I, 380, 384.
— Stoffwechselproducte I, 539.
Anaerobien, Wärmebildung durch den Stoffwechsel II, 829, 845.
Anaerobiose mit und ohne Gährthätigkeit I, 538.
— Nachweis derselben I, 541.
Anaesthetica, Beeinflussung der Athmung und Gährung I, 575.
— — — Reizprocesse II, 534, 611.
— — — Ruhezeiten II, 266.
— — — Stoffwanderung I, 603.
— Einfluss auf die Chemotaxis II, 813.
— — — elektrische Spannungsverhältnisse II, 871.
— — — die Lichtproduction II, 857.
— — — locomotorische Bewegungen und Plasmabewegungen II, 797.
— — — die phototropistische Hemmung II, 773.
— Giftwirkung II, 345.
— Modification der Lichtstimmung bei Plasmaströmungen II, 769.
— vgl. auch Aether und Chloroform.
Anatomische Veränderungen durch die Aussenbedingungen II, 81.
Anatomischer Bau und Reizbarkeit II, 422, 440.
Anatonische Reize II, 361.
Anatropistische Bewegungen II, 548.
Angriffsmittel, stoffliche I, 515.
Anilinfarben, Deformationswirkungen im Plasma II, 798.
— Diosmose und Speicherung I, 79, 103.
— Giftwirkung und Ursachen dieser II, 341, 345.
— zum Nachweis der Wasserbahnen I, 200.
— Production I, 496.
Anisophyllie, Definition II, 84.
— Ursachen II, 186.
Anisotropie, Definition II, 83.
Anlagen, allseitig befähigte (indifferente, neutrale, äquipotentielle) und determinirte II, 170.
— gesetzmässige Entstehung und Anordnung II, 173.
— reparable und irreparable Induction (Determination) derselben II, 171.
Anodische Galvanotaxis II, 821.
Anorganische Nährstoffe I, 403.
— — siehe Aschenbestandtheile.
Anregungsreize II, 85.
Ansammlung von Stoffen, siehe Wahlvermögen.

Antagonistische Beeinflussung durch die Stoffwechselproducte I, 515.
Antheren, Oeffnungs- und Schliessungsbewegungen II, 542.
Antheridien, Oeffnungsbewegungen II, 542.
Anthocyan I, 496.
Anticline Curven II, 54.
Antifermente II, 645.
Antioxydasen II, 645.
Antipyrin, Aufnahme I, 83.
Antitoxine I, 516.
Aepfelsäure, chemotactische Reizung der Farnspermatozoiden durch dieselbe II, 801.
— Nährwerth I, 371, 539.
— Vorkommen und Bedeutung I, 485.
— Wanderung derselben I, 588.
— Zersetzung durch Licht I, 309.
Aepfelsäurediäthylester, chemotactische Wirkungslosigkeit auf Samenfäden der Farne II, 801.
Aplastische Stoffe I, 270, 439.
Apobatische Taxis II, 755.
Apolarer Bau II, 187.
Apotropistische Bewegungen II, 548.
Appositionswachsthum II, 28, 38.
Aequimoleculare Lösungen I, 126; II, 351.
Aequinoctialblumen II, 380.
Aequipolarer Bau II, 187.
Aequipotentielle Zellen und Systeme und deren Determinirung II, 165, 171.
Arabinose, Vergährung I, 565.
Arbeitsleistungen I, 31.
— directe und indirecte Bedeutung der Athmung I, 579; II, 884.
— endotherme II, 882.
— im Gesammtbetriebe und bei Partialfunctionen I, 579; II, 881, 884.
— beim Hervorbrechen aus dem Boden etc. II, 893.
— innere und äussere II, 877.
— Intensität im Vergleich zum Muskel II, 894.
— maximale und Oeconomie bei höherer Inanspruchnahme II, 888, 891.
— Nutzeffect II, 888.
— durch Oberflächenenergie, osmotische Energie, chemische Energie etc. II, 883.
— bei tropistischen Krümmungsbewegungen II, 657.
Arbeitsleistung durch wachsende Organe II, 145, 891.
Arbeitsleistung durch wachsende Organe, Veränderlichkeit und Regulation II, 891.
Arbeitstheilung, Bedeutung derselben I, 31.
Arbutin, Nährwerth für Pilze I, 492.
Arginin als Stoffwechselproduct I, 454.
Argotaxis II, 756, 828.
Aroideen, Athmung während der hohen Erwärmung I, 527, 529.
— Wärmebildung II, 837.
Arsen I, 432.
Arsenige Säure I, 433.
— — Giftigkeit II, 335.
Arsensäure I, 423, 433.
Arsenwasserstoffproduction I, 433.
Arten, ökologische II, 239.
Artenentstehung II, 236.
Asche, autogene und aitiogene Veränderung der Zusammensetzung I, 111, 407.
Aschenanalysen I, 110.
Aschenbestandtheile I, 403.
— Absorption im Boden I, 151.
— Aufnahme, Anhäufung und Bedeutung I, 428, 596.
— Ausscheidung I, 112, 598.
— Beeinflussung der Aufnahme durch die Concentration I, 598.
— — — — durch Transpiration I, 217.
— entbehrliche und deren Bedeutung I, 409, 428.
— Function derselben I, 403, 416.
— Gehalt im Bodenwasser I, 149.
— Gesetz des Minimums I, 406.
— Kreislauf derselben in der Natur und in der Pflanze I, 283, 417.
— nutzbare Verbindungsformen I, 407.
— Luxusconsumption I, 405.
— organische Bindung derselben I, 417, 596, 609.
— partielle Vertretung I, 405.
— als Reservestoffe I, 608.
— specifisch differentes Bedürfniss I, 404.
— Wanderung und Umtrieb I, 410, 592, 595, 598.
— Verhalten im Hungerzustand I, 598.
— Wahlvermögen I, 102, 110.
— Wachsthumsbeschleunigung durch unnöthige Stoffe I, 409.
— Zufuhr durch Staub und Regen I, 141.
Aschengehalt I, 403.
Aesculin, Leuchten desselben II, 859.
Asomatophyten II, 4.

Asomatophyten, Unsterblichkeit und Todesursachen II, 285, 287.
— Züchtung von erblichen Eigenschaften II, 241.
Asparagin, Aufnahme und Anhäufung I, 84, 459.
— chemotactische Wirkung II, 803.
— als Nährstoff I, 369.
— — Reservestoff I, 608.
— — Stoffwechselproduct I, 454.
— übersättigte Lösung in Zellen I, 465.
— Wanderung desselben I, 588, 607.
Asporogene Rassen, Züchtung dieser II, 241.
Assimilation, Begriffsbestimmung I, 271.
— der Kohlensäure durch Photosynthese I, 284.
— — — — Chemosynthese I, 346.
— durch Synthese und Abbau I, 272, 440.
— Wanderung der Producte I, 583.
— siehe Kohlensäureassimilation etc.
Aeste, Abwerfen derselben II, 276.
— Excentrische Verdickung II, 125.
— Geotropischer Stimmungswechsel beim Decapitiren II, 612.
— Richtungsursachen II, 546, 562, 682.
— Senkung durch Kälte II, 75.
Asymmetrie, Ursachen II, 186.
Aether, Beeinflussung der Lichtstimmung in Bezug auf Plasmaströmungen II, 769.
— Einfluss auf Athmung und Gährung I, 575.
— — — elektrische Spannungsverhältnisse II, 871.
— — — Kohlensäureassimilation I, 322.
— — — Krümmungsbewegungen II, 535.
— — — Lichtproduction II, 857.
— — — locomotorische Bewegungen und Plasmaströmung II, 797.
— — — Ruhezustände II, 266.
— — — Stoffwanderung I, 603.
— — — tropistische Reizwirkungen II, 586.
— Giftwirkung II, 344.
Aetherische Oele, chemische Reizwirkungen II, 463.
— — Explosion bei Dictamnus II, 854.
— — Schwächung der Insolation durch dieselben II, 848.
— — Vorkommen und Bedeutung I, 501.
Athmung I, 521.
— Accommodation an geringen Sauerstoffgehalt I, 548.
Athmung, aerobe und anaerobe, sowie Beziehungen zwischen diesen I, 522, 555.
— Alkoholbildung und Bedingungen hierfür I, 555.
— Arbeitsleistungen (directe und indirecte) durch dieselbe I, 579; II, 876, 884.
— Bedeutung derselben I, 577; II, 886.
— Beeinflussung durch die Aussenbedingungen I, 571; II, 281.
— — — chemische Agentien I, 574.
— — — die Producte I, 575.
— — — Licht I, 573.
— — — die Nahrung I, 574.
— — — — Partiärpressung des Sauerstoffs I, 547, 550.
— — — Pilzinfectionen I, 575.
— — — die Temperatur I, 572.
— — — den Turgescenzzustand I, 576.
— — — Verwundungen I, 577.
— bei geotropischen Krümmungen II, 618.
— werden Eiweissstoffe dauernd zertrümmert? I, 552, 578; II, 886.
— Elektricitätsproduction durch dieselbe II, 870.
— grosse Periode I, 528.
— intramoleculare I, 543.
— Intensität im Vergleich zu Thieren I, 527.
— Jahresperiode I, 575.
— im kernfreien Cytoplasma I, 524, 553.
— Lichtentwickelung durch dieselbe II, 858.
— Methodisches I, 527.
— der Nitro- und Schwefelbacterien I, 346, 531; II, 886.
— postmortale I, 554.
— Producte I, 531.
— Quotient CO_2:O I, 534.
— Reductionsvorgänge bei derselben I, 557.
— Sauerstoffcondensation und Gasabsorption I, 535, 554.
— specifische Differenzen I, 528.
— und Stickstoffgehalt I, 526.
— Stillstand mit dem Austrocknen I, 576.
— am Tage und in der Nacht I, 531.
— Ursachen und Mechanik I, 547.
— tägliche Periodicität I, 574.
— transitorische Veränderungen I, 572.
— Verhältniss zur Kohlensäureassimilation I, 524.
— Vertretung der verathmeten Stoffe I, 442.
— und Wachsthumsthätigkeit I, 579.
— Wärmeproduction durch dieselbe I, 578; II, 829, 839.

Athmung während der Winterruhe II, 265, 273.
Athmungswurzeln I, 163.
— negativer Geotropismus II, 563.
Aethylalkohol, Oxydation zu Essigsäure I, 570.
— Production I, 543, 565.
Aethylamin, Nährwerth I, 372.
Atrophische Stoffe I, 270, 439.
Atropin, Uebertritt vom Edelreis in die Unterlage II, 215.
Aetzfiguren durch Wurzeln I, 153.
Aufnahme von Stoffen I, 73.
— vgl. Diosmose, Gasaustausch, Wasserbewegung.
— und Ausgabe fester Theile I, 94; II, 747.
Augenfleck I, 41.
— Bedeutung für die Lichtperception II, 774.
Augusttrieb II, 265.
Ausgabe von Stoffen I, 73.
Ausgetrocknete Pflanzen, Lebensdauer dieser II, 323.
— — Resistenz in Alkohol, Aether, Benzol, Schwefelkohlenstoff II, 324.
Ausläufer, geotropische Eigenschaften II, 677.
— Beeinflussung der Ausbildung und des Wachsthums durch Licht II, 102, 106.
— Modification des Geotonus etc. durch Licht und andere Factoren II, 511, 565, 615, 677.
— Nutationsbewegungen II, 387.
— Orientirungsursachen II, 677.
Auslösung, Begriff I, 9.
Ausscheidung von Wasser, siehe Wasserausscheidung, Bluten und Nectarien.
Ausscheidungsenergie II, 878.
Ausscheidungsmechanik I, 105, 112.
Aussenarbeit, Bedingung für maximale Leistung II, 891, 894.
— und Innenarbeit II, 892.
— durch rhythmische Bewegungen II, 881.
— und Wachsthumsverzögerung II, 891.
Aussenbedingungen II, 76, 279 etc.
— Accommodation an diese II, 79.
— autogene Nutzbarmachung zu Orientirungszwecken II, 222, 388, 610.
— Bedeutung des plötzlichen und wiederholten Wechsels II, 78, 281.
— Beeinflussung der Chemotaxis und Osmotaxis durch dieselben II, 813.
— — — Partialfunctionen II, 77.
Aussenbedingungen, Beeinflussung des Wachsens und der Krümmungsbewegungen II, 76, 529.
— formale II, 76.
— formative Einflüsse derselben II, 80, 247.
— Nothwendigkeit des richtigen Ausmaasses und des Zusammenwirkens II, 77.
— Reizwirkungen durch dieselben II, 80, 389.
— selbstthätige Veränderung derselben II, 221, 247.
— unbestimmte Abgrenzung zwischen normalen und anormalen II, 86.
— Verschiebung der Cardinalpunkte II, 179.
Aussenleistungen durch Wachsthum II, 144, 891.
— — Krümmungsbewegungen II, 378, 658.
Austrocknen, Anregen der Wachsthumsthätigkeit durch dasselbe II, 267.
— formative Einflüsse II, 325.
— Bedeutung für Resistenz gegen Hitze, Gifte etc. II, 293, 321.
Austrocknungsfähigkeit II, 321.
— Veränderung mit der Entwickelung II, 325.
Auswintern II, 318.
Auswittern von Salzen I, 113, 598.
Autocampylotropie II, 595.
Autogene Determination II, 167.
— Gegenreactionen (Ausgleichung von Krümmungen etc.) II, 596.
— Oscillationen des Blutens I, 248.
— — — Wachsthums II, 20.
— Reize und Thätigkeiten II, 161, 221, 356.
— Stimmungsänderungen als Ursache von Bewegungen II, 389, 609.
— Torsionen und Windungen II, 386.
Automorphose I, 20; II, 2, 161.
— Selbstregulation derselben und Ausnutzung von Aussenfactoren II, 161.
Autonastie und autonastische Bewegungen II, 83, 161, 356, 596.
Autonome Bewegungen II, 356, 379.
— — Beeinflussung durch aitiogene Bewegungen II, 390, 492.
— — — — chemische Agentien II, 396.
— — — — Elektricität II, 396.
— — — — Erschütterungen und Verletzungen II, 396.

Autonome Bewegungen, Beeinflussung durch die Gesammtthätigkeit II, 394.
— — — — Licht II, 395.
— — — — Temperatur II, 395.
— — — — Turgescenzzustand II, 396.
— — Entstehung mit und ohne Ausnutzung von directiven Aussenreizen II, 161, 388.
— — Mechanik und Verlauf II, 381, 397, 523.
— — durch Nutation und Variation II, 379.
— — pendelnde und circumnutirende II, 381.
— — periodische und ephemere II, 380, 385.
— — Unabhängigkeit bei verschiedenen Organen II, 390.
Autonyctinastische Bewegungen II, 510.
Autoplasie, Begriff II, 161.
Autotropismus II, 161, 547, 595.
— der Haupt- und Seitensprossungen II, 595.
— der Windepflanzen am Klinostaten II, 402.
Autoxydable Stoffe I, 552.
Auxanographie des Nährwerths von Stoffen I, 375.
Auxanometer II, 25.
Auxesis, Definition II, 83.
Auxotonische Bewegungen II, 374.

B.

Bacillen, siehe Bacterien.
Bacterien, Accommodation an Gifte II, 337.
— — an concentrirte Lösungen I, 337.
— anaerobe und aerobe I, 537.
— Athmungsintensität I, 526.
— Beeinflussung von Gedeihen und Thätigkeit durch:
— — Erschütterungen II, 153.
— — Gifte II, 337.
— — Licht II, 108, 318.
— — Röntgen- und Radiumstrahlen II, 121, 579.
— — Salzlösungen I, 415; II, 137, 329.
— — die Sauerstoffpressung I, 550, 556; II, 131, 793.
— — Säuren I, 373.
— — Schallwellen II, 153.
— — Temperatur I, 87; II, 290, 299.
— — Wasserdruck II, 147.
Bacterien, Bewegungslosigkeit in concentrirten Lösungen I, 415; II, 814.
— Chemotaxis und Osmotaxis II, 798.
— conjunctes und disjunctes Zusammenwirken I, 515, 570.
— Contactreizbarkeit II, 818.
— Culturbedingungen der leuchtenden II, 851.
— Cytotaxis II, 827.
— Durchbohrung von Zellwänden II, 585.
— Galvanotaxis II, 822.
— Geotaxis II, 792.
— Inactivirung der Cilien durch Salzlösungen und Sauerstoffmangel II, 750.
— Kohlensäureassimilation durch Photosynthese I, 288.
— — — Chemosynthese I, 346.
— Lichtproduction II, 851.
— Locomotion durch Cilien II, 700.
— Nahrung der Aeroben und Anaeroben I, 368, 375, 539.
— nitrificirende I, 397.
— passive Fortbewegung II, 699.
— Phobophototaxis derselben II, 771.
— Plasmolyse I, 84; II, 138.
— Producte der Athmung und Gährung I, 531, 562 etc.
— Production und Secretion von Enzymen I, 362, 506.
— Reductionswirkungen I, 558.
— Resistenz gegen Austrocknen II, 329.
— — — concentrirte Lösungen II, 331.
— — — Wärme und Kälte II, 290, 305.
— Rheotaxis II, 815.
— Schreckbewegungen II, 753, 759, 770.
— Speicherung von Sauerstoff I, 554.
— stickstoffassimilirende I, 383.
— Stickstoffnahrung I, 397.
— Temperatureinfluss auf die Bewegungsthätigkeit II, 764.
— Thermotaxis II, 767.
— Veränderlichkeit der tropistischen Eigenschaften II, 763, 808.
— Wachsthums- u. Vermehrungsschnelligkeit, sowie Massenproduction II, 18.
— Wachsthumshemmung der Nitrobacterien durch Zucker etc. II, 128.
— Züchtung von asporogenen, giftfreien, farblosen, enzymfreien und unbeweglichen Rassen I, 498, 500; II, 242.
Bacterienmethode zum Nachweis der Sauerstoffproduction I, 292, 334.

Bacteroiden I, 391.
Bacteriopurpurin I, 495.
Balsame, Vorkommen und Bedeutung I, 501.
Barymorphosen I, 21; II, 2, 124.
Baryum I, 426.
Basis und Spitze, Gegensatz II, 187.
Bastarde, Spaltung derselben II, 237.
Bastfasern, Elasticität und Cohäsion II, 60.
— gleitendes Wachsthum II, 51.
Bäume, Jahresperiode II, 259.
— Orientirungsursachen der Haupt- und Seitensprosse II, 683.
— Rissbildung durch Kälte II, 75.
— Stoffwanderung und Reservestoffe I, 608, 617.
— Verticibasalität II, 187.
Baustoffe, Begriff I, 270, 439.
Bau- und Betriebsstoffwechsel I, 436, 559; II, 884.
Becquerelstrahlen II, 122, 579.
— Fehlen bei leuchtenden Pflanzen I, 860.
Befruchtung, Bedeutung der Chemotaxis II, 802.
— Wesen derselben II, 177.
Befruchtungsschläuche, Chemotropismus II, 585.
Beggiatoa, Athmung I, 531.
Behaarung, Beeinflussung durch die Aussenbedingungen I, 138.
— Bedeutung für Stoffaufnahme und Transpiration I, 133, 219.
Belaubung, Erneuerung nach Entfernung der Blätter II, 196.
Beleuchtung, künstliche II, 493.
— vgl. Licht.
Beleuchtungswechsel, Einfluss auf die Zuwachsschnelligkeit II, 108, 112.
Benzoesäure, Nährwerth I, 372.
Benzonitril, Nährwerth I, 372.
Berberis-Staubfäden, Reizung durch Ammoniak und Sauerstoff II, 465.
— seismonastische Reizbewegungen II, 453, 457.
— Reizleitung II, 470.
Bernsteinsäure als Stoffwechselproduct I, 485, 540.
Berührungsreize, siehe Contactreize und mechanische Reize.
Beryllium I, 431.
Beschleunigungsreize II, 85.
Betriebsenergie, Gewinn derselben I, 521, 560, 578, 886.
Betriebsenergie, Herkunft, sowie directe und indirecte Verwendung II, 876.
— partielle oder totale Umwandlung in Wärme II, 885.
— regulatorische Verwendung II, 885.
Betriebsstoffwechsel I, 269, 436, 521.
— der Aeroben und Anaeroben I, 522, 560.
— ist positive Wärmetönung allgemein nothwendig? II, 885.
— und mechanischer Nutzeffect II, 888.
— unbestimmte Abgrenzung desselben I, 559.
— werden Proteinstoffe dauernd zertrümmert? I, 443.
Beugen als Ursache von Wandverdickungen II, 669.
Bewegungen, Aitionastische. Vgl. photo-, thermo-, chemo-, hydronastische etc. Bewegungen.
— autonome oder spontane. Vgl. autonome Bewegungen.
— der Chlorophyllkörper, siehe Chlorophyllkörper.
— circumnutirende, siehe Circumnutation.
— Eintheilung derselben II, 356.
— epinastische und hyponastische, siehe Epinastie und Hyponastie.
— Langsamkeit der vegetabilischen II, 355, 696.
— locomotorische, siehe locomotorische Bewegungen.
— mechanische Ausführung und Ursachen II, 358, 697.
— Messung derselben II, 387.
— durch Nachwirkungen, siehe Nachwirkungsbewegungen.
— durch Oberflächenspannung II, 715.
— Oeffnungs- und Schleuderbewegungen II, 537.
— passive Locomotionen II, 698.
— des Protoplasmas, siehe Protoplasmabewegungen.
— resultirende II, 501, 673.
— sensorische, ductorische und motorische Ursachen II, 358.
— tropistische, siehe Geotropismus, Heliotropismus etc.
— durch Veränderung des specifischen Gewichts II, 698.
— Verknüpfung der Locomotionen und der Krümmungsbewegungen II, 697.

Bewegungsbedingungen, allgemeines II, 76, 358, 529 etc.
Bewegungsenergie II, 878.
— bei Krümmungen und Locomotionen II, 378, 704.
Bewegungsgelenke, Bauverhältnisse II, 371.
— Gewebespannung II, 69.
— Geotropismus II, 509.
Bewegungsmittel, mechanische II, 369.
Bewegungsthätigkeit, Allgemeinheit II, 353.
Bewurzlung I, 134. (Siehe Wurzel und Wurzelsystem.)
— Einfluss der Aussenbedingungen I, 134.
Bicarbonate, Zersetzung durch Kohlensäureassimilation I, 115.
Biegsamkeit turgescenter Gewebe II, 64.
Biegungsfeste Construction II, 57.
Biegungsfestigkeit der Gelenke II, 56, 379, 452, 522.
Bilateralität II, 180.
Bildungssaft I, 595.
Bimsstein als Culturboden I, 411.
Biogene II, 722.
Biologie, Definition I, 8.
Bionomie, Definition I, 8.
Biophoren I, 41; II, 233.
Biophytum sensitivum, Reizbarkeit und Reizfortpflanzung II, 475.
Bipolarer Bau II, 187 . . .
Bismarckbraun, Speicherung I, 82.
Blattanlagen, gesetzmässige Entstehung und Anordnung II, 173.
Blätter, Aufnahme von organischer Nahrung durch dieselben I, 307.
— — — Wasser I, 142.
— Auswandern der Assimilate I, 615.
— — — Aschenbestandtheile I, 597.
— autonome Bewegungen II, 381.
— Bauverhältnisse und Chlorophyllunterbringung I, 345.
— Beeinflussung der Ausbildung durch Beleuchtung und andere Factoren I, 345; II, 100.
— Correlative Beeinflussung des Etiolements II, 101.
— Dorsiventralität II, 183.
— Einrollung beim Welken II, 500.
— elektrische Spannungsverhältnisse II, 870.
— Epinastie und Campylotropie II, 688.
— Etiolement II, 93.
— Festigung II, 56.
Blätter, Gasaustausch I, 168.
— Geotropismus II, 565.
— Grössenperiode II, 8.
— Heliotropismus II, 603.
— hydronastische Bewegungen II, 499.
— immergrüne, Verhalten im Winter I, 616.
— intercalares Wachsthum II, 14.
— Lichtabsorption in denselben I, 329.
— Orientirungen und Orientirungsbewegungen II, 556, 687.
— Orientirungsbewegungen durch Torsion der Internodien II, 614, 693.
— — der Fiederblättchen II, 687.
— — Einfluss des Geotonus II, 690.
— photometrische und euphotometrische II, 686.
— photonastische Bewegungen II, 513, 689.
— Production von Proteïnstoffen in denselben I, 402.
— Profilstellung bei intensivem Licht II, 695.
— Regeneration und Reproduction II, 205.
— Schädigungen in kohlensäurefreier Luft II, 114.
— seismonastische Bewegungen II, 434.
— Senkung in der Kälte II, 75.
— Sommerdürre I, 616.
— Stoffwanderung I, 587, 615.
— Tagesperiode des Wachsthums und der Bewegungen II, 258, 488, 505.
— thermonastische Bewegungen II, 494, 520.
— Veränderung der Reactionsfähigkeit mit der Entwickelung II, 651.
— Verticibasalität II, 192.
— Wachsthumsbeeinflussung durch Licht etc. II, 96.
— Wachsthumsschnelligkeit II, 19.
— Wachsthumsvertheilung II, 11.
— Wassersecretion I, 259.
— windende II, 407.
Blattfall II, 276.
Blattflächenmessung I, 224.
Blattkletterer II, 415.
Blattranken II, 414.
Blattscheiden, Festigung durch dieselben II, 14.
Blattspitzenkletterer II, 415.
Blattstellung, Ursachen II, 173.
Blattstiele, Wachsthumsvertheilung II, 11.

Blattstiele, Regulirung der Länge bei Schwimmblättern II, 141.
Blattstielkletterer II, 415.
— Folgen des Fassens II, 416, 427.
Blaues Licht, siehe Spectralfarben.
Blaugrüne Algen, Assimilationscurve im Spectrum I, 327.
Blausäure, siehe Cyanwasserstoff.
Blei I, 432.
Bleichsucht I, 420.
Blühen, Unterdrückung durch die Aussenbedingungen II, 133.
— Verfrühung in Höhenlagen II, 268.
Blumenuhr II, 505.
Blüthen, Abstossen II, 276.
— Athmung I, 529.
— autogene und aitiogene Veränderung der tropistischen Sensibilität II, 611, 691.
— Autonome Bewegungen II, 381, 385.
— Beeinflussung der Entwickelung durch Licht II, 104.
— Frühschliessen II, 502, 505.
— Mechanik der Oeffnungs- u. Schliessungsbewegungen II, 513.
— meteorische II, 499.
— Missbildungen durch Parasiten II, 210.
— Orientirungsbewegungen II, 690, 694.
— periodische und ephemere II, 480.
— photonastische, thermonastische, hydronastische Bewegungen II, 433—528.
— pseudocleistogame II, 496.
— Schnellbewegungen II, 539.
— Stoffwanderung I, 616.
— Tagesperiode, Entstehung und Bedeutung II, 481, 489.
— Ursachen der Dorsiventralität II, 185.
— Veränderungen der Lebensdauer mit den Aussenbedingungen II, 480.
— Verschiebung der Tagesperiode II, 505.
— Wachsthum II, 11.
— Wärmebildung II, 838.
Blüthenbildung, Bedeutung der ultravioletten Strahlen II, 119.
— Einfluss der Wasserbedeckung II, 143.
Blüthenorgane, Geotropismus II, 564.
— Heliotropismus II, 576.
— Schnellbewegungen II, 385.
Blüthenpflanzen, formativer Lichteinfluss II, 98.
Blüthenstände und Blüthenstiele, autonome Bewegungen II, 381, 385.
— — Orientirungsbewegungen II, 694.
Blüthenstände und Blüthenstiele, photonastische, thermonastische Bewegungen II, 484, 495.
— — Ursachen der Dorsiventralität II, 186.
— — Veränderung des Geotonus durch Decapitation etc. II, 565, 614.
Blüthenstaub, Lebensdauer II, 327.
Blüthenstiele, autogene und aitiogene Krümmungen II, 391.
— Bewegung und Erschlaffung durch Schütteln II, 65.
— Veränderung der heliotropischen Sensibilität II, 576.
— Thermotropismus II, 580.
— Torsionen und Windungen II, 386.
Bluten I, 236.
— autonome Oscillationen I, 248.
— Einfluss chemischer Agentien I, 246, 252.
— — von Licht I, 246.
— — — Salzlösungen I, 245, 248.
— — — Sauerstoff I, 246.
— — der Transpiration I, 245.
— — — Temperatur I, 245, 247.
— Jahresperiode I, 247.
— Tagesperiode I, 248.
— Ursachen und Mechanik I, 249.
— vgl. Wasserausscheidung.
Blutfarbstoff zum Nachweis der Sauerstoffproduction I, 293.
Blutungsbedingungen I, 236.
Blutungsdauer I, 240.
Blutungsdruck I, 241.
— Abhängigkeit von der Höhenlage des Bohrlochs I, 242.
— Einfluss auf die Knospenentfaltung I, 238.
— und Wassercirculation I, 242.
Blutungsmengen I, 240.
Blutungssaft, Zusammensetzung I, 244.
Boden, Absorption I, 151.
— Eigenschaften und Bedeutung I, 145.
— Lösungswirkungen der Wurzeln I, 153.
— Stickstoffbereicherung desselben I, 385.
— Wassergehalt I, 150.
Bodenqualität und Pflanzenvertheilung I, 433.
Bodenwärme, extreme II, 295.
Bodenwasser, Gehalt an Nährsalzen I, 152.
Bolometrie II, 836.
Bor I, 433.
Borke, Transpiration I, 166.

Borsäure, Giftigkeit II, 337.
Brackwasser-Algen I, 415.
Bradoxydable Stoffe I, 547.
Brom I, 425, 433.
Brown'sche Körnchenbewegung II, 699.
Brutknospen, Lichteinfluss auf die Fortbildung II, 105.
Buttersäuregährung I, 540, 568.
Butylalkoholgährung I, 566, 568.

C.

Cacaobutter, Aufnahme I, 85.
Cadmium I, 431.
Calcium als Nährstoff I, 404, 426.
— Entbehrlichkeit für Pilze und Algen I, 404, 425.
— Speicherung und Wanderung I, 597.
— Vorkommen in der Pflanze I, 426.
Calciumcarbonat, Vorkommen I, 115.
Calciumcitrat I, 486.
Calciumoxalat I, 427, 486; II, 34.
Calciumpectat, Vorkommen I, 427.
Calciumphosphat, Vorkommen I, 422.
Calciumsalze, chemische Reizwirkungen II, 463.
— Giftwirkungen I, 428; II, 336.
Calciumtartarat I, 486.
Callus II, 155, 209.
— Reizwirkung von Druckdifferenzen II, 155.
Calorien II, 833.
Calorimetrische Untersuchungen und Bedeutung derselben II, 836, 887.
Caloritropismus II, 580.
Cambiformzellen, Bedeutung bei der Stoffwanderung I, 588, 593.
Campher I, 501.
— chemische Reizwirkung bei Carnivoren II, 463.
Campherdampf, aerotropische Reizwirkung II, 586.
Campylotrop II, 549.
Capillarelektrometer II, 869.
Carbolsäure, Giftigkeit II, 339.
Carnivore Pflanzen I, 364.
— — chemische Reizwirkungen II, 463.
— — intracellulare Veränderungen bei chemischer Reizung II, 466.
— — secretorische Thätigkeit I, 256; II, 465.
Carotine in den Chloroplasten I, 296.
Carpellfortsätze, hygroskopische Bewegungen II, 543.
Carpotropismus II, 356.
Caseine I, 55.
Caesium I, 404, 423.
Caulerpa, Aussteifung derselben II, 59.
Cecidien II, 210.
Cellulinkörner I, 482.
Cellulose I, 479.
— als Reservestoff I, 608.
Cellulosegährung I, 571.
Cellulosewandungen, Elasticität und Cohäsion II, 60.
Centraldruck bei Vacuolen I, 119.
Centrifugalapparate II, 571.
Centrifugalkraft, geotropische Auslösung durch dieselbe II, 566.
— intracellulare Umlagerungen durch dieselbe II, 788.
— mechanische Wirkungen II, 123.
Centrosomen I, 40; II, 49.
Chara, Incrustation I, 115.
Charakterisirte Zellen, Anlagen, Systeme II, 169, 171.
Chemiluminescenz II, 854.
Chemische Beeinflussung der autogenen und aitiogenen Bewegungen II, 396, 534.
— — des Keimens I, 351; II, 133.
— — der locomotorischen und Plasmabewegungen II, 793.
— — der pulsirenden Vacuolen II, 736.
— — des Stoffumsatzes I, 514.
— — des Wachsens und Gestaltens II, 127, 133, 223.
Chemische Constitution und chemotactische Wirkung II, 807.
— — — Nährwerth I, 370.
— Einflüsse, transitorische Störungen der locomotorischen und Plasmabewegungen II, 797.
— Energie, allgemeine Bedeutung II, 875, 884.
— — Beziehung zu den übrigen Energieformen II, 884.
— — directe und indirecte Arbeitsleistung durch dieselbe II, 884.
— — Nutzaffect bei den Arbeitsleistungen II, 888.
— — Umsatz in Stoffwechsel I, 579; II, 884.
— — Vortheil derselben II, 887.
Chemische Reize II, 462.

Chemische Reize, Aggregations- und Granulationswirkungen II, 466.
— — Anregung der secretorischen Thätigkeit II, 465.
— — Fortleitung II, 469.
— — Gallenbildung II, 213.
— Reizwirkungen, symbiogene und cytotactische II, 218, 827.
— — auf Staubgefässe, Narben etc. II, 465.
— Schädigungen s. Giftwirkungen.
— Strahlen, physiologische Bedeutung II, 120.
Chemokinese II, 751.
Chemomorphose I, 21; II, 2, 82, 133, 361.
Chemonastische Bewegungen I, 460—464.
Chemosynthese I, 273.
Chemosynthetische Kohlensäureassimilation I, 346.
Chemotactische Lockung durch Stoffwechselproducte II, 812.
— Reizbedingungen II, 812.
— Reize, Bedeutung für Nahrungsgewinn I, 357.
— Reizstoffe, specifische Differenzen II, 806.
— Reizung, durch einen oder viele Stoffe II, 806.
— Reizwirkung durch in der Natur nicht vorkommende Stoffe II, 807.
— Schwellenwerthe II, 813.
— Sensibilität, Veränderung durch Accommodation und Aussenbedingungen II, 813.
— Wirkung und chemische Constitution II, 807.
— — der Ionen II, 807.
Chemotaxis II, 798.
— der Bacterien II, 803.
— Beeinflussung durch Anaesthetica II, 797.
— Definition II, 753.
— differente Reizwirkungen durch dasselbe Tropisticum II, 813.
— Differenz von Osmotaxis II, 806.
— und Osmotaxis, resultirende Ansammlungen II, 800, 808.
— — — Schwierigkeiten der Unterscheidung bei Repulsionen II, 808.
— — — Veränderung der Ansammlung mit der Zeit II, 812.
— der Plasmodien II, 805.
— — Samenfäden II, 801.
— specifische Sensibilitäten II, 806.
— topische und phobische II, 799.
Chemotaxis, Weber's Gesetz II, 814.
— siehe auch Osmotaxis.
Chemotopotaxis und Chemophobotaxis, Beispiele II, 812.
Chemotropica II, 584.
Chemotropismus II, 547, 581.
— Bedeutung für das Eindringen von Pilzen I, 360.
— und Osmotropismus, Zusammenwirken II, 553, 581.
— Reizbedingungen und Perceptionsprocess II, 649.
— Weber's Gesetz II, 626.
Chinasäure, Nährwerth I, 369, 492.
Chinin, Nährwerth I, 399.
— als Stoffwechselproduct I, 500.
Chitin I, 56.
Chitinhäute I, 480.
Chitinlösendes Enzym I, 361.
Chlor, Vorkommen und Bedeutung I, 408, 425.
Chlorkalium, Auswitterung I, 113.
Chloroform, Beeinflussung der Athmung und Gährung I, 575.
— — — Biegungsfestigkeit bei Variationsgelenken II, 527.
— — des Blutens I, 246.
— — der Kohlensäureassimilation I, 322.
— — von Krümmungsbewegungen II, 342, 535.
— — der locomotorischen und Plasmabewegungen II, 797.
— — der elektrischen Spannungsverhältnisse II, 871.
— — der Ruhezeiten II, 266.
— — — Stoffwanderung I, 603.
— Giftwirkung II, 342.
— Zerfall von Algenfäden II, 540.
Chlorophyll, Beziehungen zum Blutfarbstoff I, 297.
— als Sensibilisator I, 339.
— Unterbringungsweise in den Chloroplasten I, 295.
— Spectrum I, 297, 326.
— bei Thieren I, 287.
— Zerstörung im Licht I, 318; II, 319.
Chlorophyllan I, 297.
Chlorophyllbildung, Abhängigkeit vom Licht I, 317.
— Bedeutung des Eisens I, 421.
— Einfluss des farbigen Lichts I, 318.
— — — Sauerstoffs I, 319.

Chlorophyllbildung, Einfluss der Temperatur I, 318.
Chlorophyllfarbstoffe I, 296.
Chlorophyllfreie Pflanzen, Ernährung I, 349.
— — Synthese der Proteinstoffe bei denselben I, 379.
Chlorophyllfunction, Bedeutung im Kreislauf I, 282.
Chlorophyllkörper, active und passive Bewegungen II, 740.
— Anzahl in den Zellen I, 343.
— autogene und aitiogene Lagenänderungen und Gruppirungen II, 779.
— Bau und Eigenschaften I, 293.
— Beeinflussung der photischen Orientirung durch äussere Factoren II, 786.
— Bewegung durch den Plasmastrom II, 779.
— Bildungsbedingungen I, 317.
— Formänderung durch Beleuchtung II, 784.
— Function derselben I, 286.
— inactive I, 287.
— Inactivirung durch die Assimilationsproducte und andere Einflüsse I, 305, 319.
— Lagenänderung durch mechanische Eingriffe II, 780.
— Lichtempfindlichkeit und Lichtschutz I, 344.
— passive Fortbewegung im Cytoplasma II, 726.
— photische Orientirung derselben II, 779.
— phototactische Wirkung der Spectralbezirke II, 778.
— Profil- und Flächenstellung derselben II, 781.
— Schnelligkeit der Orientirungsbewegungen II, 787.
— specifische Assimilationsenergie I, 342.
— Stärkebildung bei Zufuhr von organischen Stoffen I, 307.
— Umlagerung durch Centrifugalkraft II, 789.
— — bei Verwundungen II, 819.
— Ursachen und Mechanik der Orientirungsbewegungen II, 784.
— zweckentsprechende Unterbringung I, 345.
Chlorophyllplatte von Mesocarpus, phototropische Reaction derselben II, 780.
Chloroplasten, siehe Chlorophyllkörper.
Chlorosis I, 420.
Cholesterine I, 53, 479.
Cholin I, 479.
Chrom I, 432.
Chromatin I, 56; II, 745.
Chromatinfäden, relatives specifisches Gewicht II, 791.
Chromatophoren I, 293. (Siehe auch Chlorophyllkörper, Chromoplasten und Leucoplasten.)
— relatives specifisches Gewicht derselben II, 791.
Chromogene I, 496.
Chromoplasten I, 293.
— Lage derselben II, 785.
— Stärkebildung bei Zufuhr organischer Stoffe I, 307.
— Unfähigkeit zur Kohlensäureassimilation I, 287.
— Unterbringung der Pigmente I, 295.
Chromosomen II, 743.
— Reduction II, 49.
Cilien I, 40; II, 705.
— Ausbildung bei Hemmung der motorischen Thätigkeit II, 750.
— Bewegungsmodus und Mechanik II, 705.
— Contactreizbarkeit II, 761, 817.
— elektrische Reizung II, 821.
— galvanotactische Reizbarkeit II, 825.
— harmonisches Zusammenwirken II, 702, 762.
— Locomotion durch dieselben II, 699.
— Reizleitung in denselben II, 225, 762.
— Uebergangsreizungen II, 753.
Circumnutation, Einfluss des Heliotropismus II, 412, 420.
— — — Lichts II, 395.
— — der Temperatur II, 395.
— Entstehung durch Heliotropismus II, 402.
— — — langsame Drehung auf dem Klinostaten II, 402.
— bei etiolirten Pflanzen II, 393.
— symmetrische (normale) und asymmetrische II, 402.
Circumnutationsbewegungen II, 353, 382.
— geogene II, 392. (Vgl. Schlingpflanzen und Ranken.)
— Schnelligkeit II, 383.
— Ursachen und Mechanik II, 370, 380, 392, 397, 402.
Citronensäure als Nährstoff I, 372, 539.
Citronensäureproduction I, 485, 532, 539.

Cleistogamie, facultative II, 481.
Clostridium, siehe Bacterien.
Cobalt, Reizwirkung I, 408.
Cobaltsalze, Giftigkeit II, 335.
Coffeïn, Aufnahme und Ausfällungen durch dasselbe I, 82; II, 467.
— Beeinflussung von Krümmungsbewegungen II, 535.
— Deformirende Wirkungen im Protoplasten II, 798.
— ungeeignete Stickstoffnahrung I, 399.
Coffeïnproduction I 454.
Cohäsionsverhältnisse der Zellhäute und der Gewebe II, 55.
Collenchym, Festigkeit II, 62.
— Wachsthumsfähigkeit II, 37.
Colloide, Diosmose I, 88.
— osmotische Leistung I, 120.
— Structur I, 61, 67.
Combinationsbewegungen II, 657, 673.
Compasspflanzen II, 695.
Compensationen, correlative II, 198.
Concentration der Nährlösungen I, 414.
— Einfluss auf Wachsthum und Gestaltungen I, 415; II, 137.
— Resistenz gegen dieselben II, 329.
— und Turgorregulation I, 415.
Concentrationsketten II, 863.
Concentrationswechsel, Wachsthumsstörungen und Tödtung II, 138, 329.
Concurrenz, Bedeutung derselben I, 434.
— Schädigung durch die Stoffwechselproducte II, 333.
Condensation von Wasserdampf I, 143.
Coniferen, Ersatz der Hauptachse II, 612.
— Induction der Dorsiventralität II, 184.
— Orientirungsbewegungen der Sprosssysteme II, 695.
Coniin I, 500.
Coenobien, Zustandekommen der Gruppirungen in denselben II, 218.
Contact und Blattstellung II, 173.
Contactreizbarkeit, allseitige und einseitige II, 421.
— von Cuscuta, Abhängigkeit von der geotropischen Induction II, 393.
— Fehlen bei Windepflanzen II, 402.
— intermittirende und geogene II, 418.
— bei locomotorischen Organismen II, 817.
— der Rankenkletterer etc. II, 413.
Contactreize II, 150, 421. (Vgl. Thigmotropismus.)
Contactreizung, Einfluss auf Wachsthum und Productionen II, 151, 417, 426.
— Bildung von Haftorganen und Haustorien II, 417, 426.
Contractile Vacuolen, siehe pulsirende Vacuolen.
Contractilität II, 721.
Contractionsenergie bei Reizbewegungen II, 448.
Contractionswurzeln II, 16.
Correlationen, Definition I, 22; II, 163, 195.
— directe und indirecte II, 200.
— formative II, 196.
— quantitative, qualitative, vicariirende II, 198.
— bei dem Stoffwechsel I, 517.
— symbiotische II, 209.
— zwischen vegetativer und reproductiver Thätigkeit II, 199.
Correlationsharmonie, Mittel zur Erhaltung dieser II, 225.
Correlationsvorgänge, Allgemeinheit II, 195.
Correlative Entwickelung von Organen II, 197.
— Ersatzthätigkeit II, 196.
— Hemmung und Unterdrückung II, 199.
— Regulation in der Ontogenese II, 199.
— Reize II, 85.
— Reizverkettungen II, 200, 230.
— Vergrösserung von Organen II, 106.
Corrosionen durch Wurzeln I, 153.
Cotyledonen, correlative Vergrösserung II, 197.
— Geotropismus II, 565.
— Heliotropismus II, 573.
— tropistische Sensibilität der Spitze II, 600.
Culturböden I, 411.
Curven der physiologischen Functionen II, 78.
Curvipetalität II, 595.
Cuscuta, Ernährung I, 252.
— Winden und intermittirende Contactreizbarkeit II, 418, 617.
Cuticula, Benetzbarkeit I, 142.
— Doppelbrechung I, 70.
— Durchlässigkeit für Flüssigkeiten und Gase I, 99, 165, 218, 224, 313.
— Elasticität und Cohäsion II, 61.
— Regeneration II, 204.
— Spannung II, 73.
— Wachsthumsfähigkeit II, 37.
— Zerreissung und Absprengung II, 37, 541.

Cuticularisirung, Bedeutung für die Regulation des Stoffaustauschs I, 605.
Cyanin, Giftwirkung II, 345.
— wird im Protoplasma nicht oxydirt I, 554.
Cyanophycin I, 302.
Cyanwasserstoff, Giftigkeit II, 351.
— Production I, 381, 454, 494.
— als Stickstoffnahrung I, 398.
Cynareenstaubfäden, Energie der Arbeitsleistung II, 894.
— Gewebespannung II, 449.
— Reizfortpflanzung II, 470.
— Ursachen und Mechanik der seismonastischen Reizbewegungen II, 446.
Cynipidengallen II, 212.
Cystolithen I, 115; II, 33.
— in etiolirten Pflanzen II, 100.
Cytoplasma I, 36.
— Bedeutung bei Reizvorgängen II, 367.
— Leistungen ohne Zellkern I, 43; II, 367.
— Theilung II, 45.
— traumatropische Umlagerungen II, 819.
— Umlagerungen durch Centrifugalkraft II, 789.
Cytotaxis und Cytotropismus II, 826.

D.

Dampfgehalt, Einfluss auf Transpiration I, 227.
Dehnbarkeit der Zellwände und der Gewebe II, 61, 63.
— plasmolysirter Sprosse II, 66.
Dehnung, Bedeutung für Wachsthum II, 31, 66.
— plastische der Zellwand II, 31.
Dermatoplast I, 51.
Dermatosomen I, 69.
Desmidiaceen, Bewegungen II, 711.
— Geotaxis II, 792.
— Phototaxis II, 777.
Destillirtes Wasser, Giftigkeit I, 104; II, 334, 814.
Destructiver Stoffwechsel I, 437.
Determinanten II, 233.
Determination, labile (locale, veränderliche) und stabile (inhärente, fortwirkende) II, 167.
Determinirende Factoren bei der Ontogenese II, 166, 220.
Determinirung von Zellen und Organen II, 163, 171, 175.
Deutoplasma I, 39.
Dextrin, chemotropische und chemotactische Reizwirkungen II, 585, 803.
Dextrose, Assimilationsproduct I, 301.
— chemotropische Reizwirkung II, 584.
— Excretion I, 606.
— hemmende Wirkung auf Nitrobacterien II, 128.
— als Reservestoff I, 608.
— als Wanderstoff I, 607.
Diageotropismus II, 565, 675, 687.
Diaheliotropismus II, 573, 687.
Diahydrotropismus II, 587.
Diastase, chemotropische Reizwirkung durch dieselbe II, 584.
— regulatorische Bildung I, 506.
— Secretion I, 362.
Diastasearten I, 507.
Diastole II, 731.
Diatactische Reactionen II, 758.
Diatomeen, Beeinflussung der Bewegungen durch mechanische Eingriffe II, 817.
— Bewegungen II, 708.
— Kieselsäuregehalt I, 430.
— Lagenänderung der Chlorophyllkörper II, 780.
— Phototaxis II, 776.
— Temperaturgrenzen für Gedeihen I, 88.
— Temperatureinfluss auf die Bewegungen II, 765.
— Turgorfrage I, 122.
Diatrope Organe, ungleiche Reizwirkung bei der aufwärts und abwärts gerichteten Ablenkung II, 634.
Diatropismus II, 548, 565, 675, 687.
— Ursachen II, 638.
Dickenwachsthum II, 15, 23, 30, 146, 271, 417.
— Bedeutung der Reservestoffe I, 619.
— Beeinflussung durch Ringelung I, 592.
— in Beziehung zum Längenwachsthum II, 15.
— Druckenergie bei demselben II, 146.
— epitrophisches und hypotrophisches II, 125.
— der functionirenden Blattstiele bei Blattstielkletterern II, 417.
— grosse Periode II, 15.
— Jahresringbildung II, 274.
— Messung II, 23.
— Schnelligkeit II, 20.
— tägliche Periodicität II, 258.
— der sich verkürzenden Wurzeln II, 15.

Dickenwachsthum der Zellhaut II, 30.
Dicotylen, Festigung des Stengels II, 58.
Differencirung und Arbeitstheilung I, 31; II, 160.
Diffuse Reize II, 83.
Diffusion I, 78.
— von Gasen I, 169.
Diffusionsschnelligkeit I, 108.
Digestionsdrüsen I, 235.
Dionaea, Chemonastische Reizbewegungen II, 463.
— Einfluss chemischer Reize auf die secretorische Thätigkeit II, 464.
— Elektrische Schwankungen bei der Reizung des Blattes II, 873.
— Fortleitung der elektrischen Reizung II, 873.
— Reizfortpflanzung im Blatt II, 469.
— seismonastische Reizbewegungen II, 442, 457.
— Sensibilität der Blatthaare II, 457.
— Verdauung von Insekten I, 365.
— Wassersecretion I, 257.
Diosmose I, 90. (Vgl. auch Osmose.)
— Bedeutung für Zersetzungen I, 107, 114, 519.
— beschleunigende Factoren I, 108.
— Einfluss äusserer Agentien I, 89.
— Einfluss der Temperatur II, 75.
— Fortdauer nach der Sauerstoffentziehung I, 580.
— von Gasen I, 168.
— und Moleculargrösse I, 88.
— unnöthiger Stoffe I, 78, 102.
Diosmotische Eigenschaften, Aenderung derselben durch die vitale Thätigkeit I, 81, 88.
— — von Cuticula und Kork I, 99.
— — — Gallert- und Schleimhüllen I, 100.
— — der Plasmahaut und Zellhaut I, 78.
Diosmotisches Gleichgewicht I, 117.
Disgressionsbewegungen II, 726.
Dissimilation, Begriff I, 271, 440.
Dissociation und osmotische Leistung I, 120.
— — Giftwirkung II, 350.
— — Reizwirkung II, 807.
Distanzenergie II, 878.
Doppelwandige Glocken I, 336.
Dornen, correlative Umwandlungen in Sprosse II, 197.
Dorsinastie II, 356.
Dorsiventrale Organe, autonome Bewegungen II, 382.
— — Modification des Geotonus durch Aussenbedingungen II, 616.
— — Orientirungsursachen II, 558, 682.
— — parallelotrope II, 551.
— — Uebergang in radiäre II, 181.
— — Vertheilung der tropistischen Sensibilität II, 558.
Dorsiventralität, autogene und aitiogene Induction II, 180, 680.
— Bedeutung der labilen und stabilen Induction für Bewegungsvorgänge II, 510, 553.
— Conservirung bei Stecklingen II, 184.
— labile und stabile II, 167, 180, 680.
Droseraceen, Aggregation und Granulation in den Tentakeln II, 466.
— Beeinflussung der secretorischen Thätigkeit durch chemische und mechanische Reize II, 465.
— Insektenfang I, 365.
— Reflectorische Reizausbreitung II, 468.
— Sensibilität des Tentakelköpfchens II, 460.
— thigmonastische und chemonastische Reizbewegungen II, 460.
Druck, Einfluss auf Wachsthumsvorgänge II, 144.
— osmotischer I, 116.
Druckfestigkeit II, 56.
Druckfiltration des Wassers I, 209.
Druckleistungen durch die Eigengestaltung des Protoplasmas II, 375.
— — Wachsthum II, 144.
Druckspannung in Geweben II, 67.
Druckunterschiede, Reizwirkung dieser II, 154.
Druckverhältnisse, Bedeutung für Entstehung und Anordnung von Organen II, 173.
Drüsen, Wasser secernirende I, 235.
Drüsenhaare der Carnivoren, autogene und aitiogene secretorische Thätigkeit I, 365; II, 465.
— chemische und mechanische Reizbarkeit bei Carnivoren I, 365; II, 464.
— Hervortreten von Schleimfäden II, 541.
Dulcit I, 475.
Dunkelheit, siehe Licht.
Dunkelstarre II, 97, 532.
— Bedeutung des farbigen Lichts II, 118.

Durchbohren der Zellhaut durch Pilze I, 360; II, 581.
Durchgangsschnelligkeit der Gase I, 159.
Durchleuchtung I, 329.
Durchlüftungssystem, Ausführungsgänge I, 170.
— Bedeutung I, 159.
— Beeinflussung der Ausbildung durch Aussenbedingungen I, 163; II, 142.
— Volumen I, 164.
— siehe auch Intercellularsystem.
Durchwachsungen von Wurzelhaaren II, 157.
Dynamometer II, 146, 378, 524.

E.

Ectoplasma II, 717.
Effusion von Gasen I, 169.
Eigenrichtung II, 594.
Eigenwärme, siehe Wärme.
Eigenwinkel der Organe II, 595.
Einheiten, physiologische I, 41; II, 233.
Einzellige und vielzellige Pflanzen I, 51.
— Pflanzen, Chemotropismus und Chemotaxis II, 583, 800.
— — Galvanotaxis II, 820.
— — Geotropismus und Geotaxis II, 565, 791.
— — Heliotropismus und Phototaxis II, 576, 771.
— — Hydrotropismus und Hydrotaxis II, 586, 815.
— — Thigmotropismus und Thigmotaxis II, 459, 817.
Einziehen der Keimlinge in den Boden II, 16.
Eisbildung, extracellulare und intracellulare II, 316.
— Menge II, 309.
— mit und ohne Erfrieren der Pflanze II, 297, 307.
— Sprengwirkungen durch dieselbe II, 306.
— Verlauf in der überkälteten Pflanze II, 312.
Eisen, Function I, 409, 420.
— Giftwirkung II, 335, 352.
— organische Bindung I, 417, 420, 609.
— Unvertretbarkeit I, 420.
Eisenbacterien I, 349, 531.
Eisenoxyd, Incrustation I, 116, 421.
Eisenoxydul, Oxydation durch Bacterien I, 531.
Eisenweinstein, Beeinflussung der Stoffaufnahme I, 90.
Eiweissstoffe, siehe Proteinstoffe.
Eizelle, Determinirung der Keimbezirke bei der Fortbildung II, 179.
— und Embryo, Ursprung der Polarität II, 190.
— Parthenogenesis II, 177.
— Wesen der Befruchtung II, 177.
Elaioplasten I, 478.
Elasticitätsänderung der Haut bei tropistischen Reactionen II, 669.
Elastische Eigenschaften der Zellwände und der Gewebe II, 55, 63, 448.
— Nachwirkung II, 62.
Elektiver Stoffwechsel I, 376, 396, 518.
Elektricität, Bildung von Stickstoffverbindungen durch dieselbe I, 382.
— Einfluss auf aitionastische Krümmungsbewegungen II, 536.
— — — autonome Bewegungen II, 396.
— — — das Wachsthum II, 122.
— galvanotropische Reizwirkung II, 593, 820.
— tödtliche Einwirkung II, 820.
Elektricitätsproduction, Allgemeinheit II, 865.
— durch chemische Processe II, 862.
— — Concentrationsdifferenzen II, 863.
— Einfluss von Verwundungen II, 873.
— Nachweis II, 868.
— physikalische Ursachen II, 863.
— durch Wasserbewegung II, 872.
— Zweck derselben II, 866.
— Zusammenhang mit der Athmungsthätigkeit II, 870.
Elektrische Endosmose II, 872.
— Energie II, 861, 877.
— Reizungen II, 821.
— Schläge, Einfluss auf Spaltöffnungen I, 176.
— — mechanische Deformationen des Plasmas durch dieselben II, 817, 820.
— Spannungen II, 861.
— — Intensität derselben II, 865.
— — Veränderungen durch Sauerstoffentziehung II, 870.
— Spannungsdifferenzen an einzelnen Zellen II, 870.
— Spannungsverhältnisse, Ausbreitung des Wundreizes II, 874.
— — Einfluss der Anaesthetica II, 871.

Elektrische Spannungsverhältnisse, Einfluss der Kohlensäureassimilation II, 871.
— — — — Temperatur II, 871.
— — Modification durch Beugen der Sprosse II, 875.
— — nach traumatischen Eingriffen II, 874.
— Strahlen, tropistische Reizwirkung derselben II, 593.
— Ströme II, 861.
— — aitiogene und autogene Veränderungen derselben II, 864.
— — Einfluss auf Stoffaufnahme I, 88.
— — als Indicien für physiologische Processe II, 867.
— — postmortale II, 864.
— — tropistische Wirkungen II, 821.
Elektrischer Leitungswiderstand in Zellen und Geweben II, 866.
Elektrisches Licht, Kohlensäureassimilation I, 336.
Elektroden, unpolarisirbare II, 823, 868.
Elektrolytische Zersetzung, chemische und auslösende Wirkungen durch diese II, 825.
Elektromotorische Ursachen II, 861.
Elektroneutralität, Ursachen II, 861.
Elektrosynthese, Begriff I, 273.
Elektrotaxis, siehe Galvanotaxis und Galvanotropismus.
Embryonale Substanz I, 49.
— Zellen, Form und Charakter II, 44, 178.
— — Formänderungen ohne Einbusse des Charakters II, 169, 176.
— — labiler Inductionszustand II, 174.
— — Lebensdauer im Ruhezustand und bei mechanischer Hemmung des Wachsens II, 286.
— — Nothwendigkeit der Conservirung II, 5.
— — partielle und reparable Induction II, 171, 174.
— — Reproduction und Regeneration durch dieselben II, 205.
— — specifische Determinirung II, 165, 168.
Embryonen, verticibasale Induction II, 190.
Emissarien I, 235, 259.
Empfindungsvermögen, Charakteristik für Thigmotropismus, Traumatropismus, Rheotropismus, Hydrotropismus, Osmotropismus etc. II, 592, 639.
Emulsin I, 495, 510.
Endodermis, Bedeutung bei dem Stofftransport I, 605.
Endophytische Ernährung I, 349.
— Mykorrhiza I, 358.
Endoplasma II, 717.
Endosperm, regulatorische und künstliche Entleerung I, 518, 612.
— Ursachen der activen und passiven Entleerung I, 601, 612.
— Wachsthum desselben I, 612.
Energetische Ausnutzung der Nahrung II, 888.
— Leistungsfähigkeit wird nicht durch die Verbrennungswärme eines Stoffes bemessen II, 882.
— Verhältnisse bei der Gewebespannung II, 892.
— — bei Stoffaufnahme und Stoffwanderung II, 889.
Energide I, 51.
Energie der Blattbewegungen II, 689.
— — Krümmungsbewegungen II, 378.
— — tropistischen Krümmungsbewegungen II, 657.
Energieformen II, 877.
Energiefrage und Auslösungen II, 879.
Energiegewinn II, 875.
— durch anaerobe Zerspaltungen I, 580.
— — Verathmung verschiedener Stoffe I, 580.
Energiemittel der Pflanze II, 875.
— für Arbeitsleistungen durch Wachsthum II, 891.
— Herkunft, sowie directe und indirecte Verwendung II, 876.
— bei dem Wachsthum II, 29.
— — der Wasserbewegung II, 890.
Energien, specifische I, 14.
Energiestrom II, 877.
Energieumsatz und Energietransformationen II, 878.
Energieverlust durch Wärmeabgabe II, 888.
Energiewechsel, Definition I, 2.
Entbehrliche Stoffe und Anhäufung derselben I, 428.
Entgiftung durch Erde I, 104.
Entlaubung, Einfluss auf Austreiben der Knospen und Umwandlung der Knospenschuppen II, 168.
Entsäurung, der Fettpflanzen durch Licht und Temperatur I, 310.

Entwickelungsgang vgl. Ontogenese.
Entwickelungsmechanik, Begriff II, 4.
Entwickelungsperiode II, 7.
— Abkürzung in nordischen Gegenden II, 267.
— Ausseneinflüsse II, 80.
— Curven für Wachsthum, Massenproduction etc. II, 8.
— des Dickenwachsthums II, 15.
— der Internodien, der Blätter etc. II, 8.
— secundäre Maxima und Minima II, 12.
— der Zuwachselemente II, 6, 9.
Enzymbildung, Beeinflussung derselben I, 506.
Enzyme, aitiogene Beeinflussung der Wirkung I, 507.
— der Alkoholgährung I, 559.
— und deren Bedeutung I, 502.
— Bedeutung beim Eindringen von Parasiten I, 360.
— — bei der Entleerung des Endosperms I, 613.
— diastatische I, 507.
— gegenseitige Beeinflussung I, 507.
— glycosidspaltende I, 493, 509.
— Harnstoff spaltende I, 559.
— Inulin spaltende I, 509.
— invertirende I, 509.
— katalytische Wirkung I, 504.
— Labferment I, 512.
— Lichteinfluss I, 507.
— in Milchsäften I, 594.
— ölspaltende I, 510.
— proteolytische I, 511.
— regulatorische Bildung und Secretion I, 361, 505, 604.
— specifische Wirkungsweise I, 502.
— synthetische Wirkungen I, 503.
— Zellhaut lösende I, 476, 508.
Enzymwirkung, Fortdauer nach der Sauerstoffentziehung I, 580.
— Nachweis durch Leuchtbacterien I, 507.
— Temperatureinfluss I, 507.
— Wärmetönung dabei I, 503.
Ephemere Bewegungen II, 380, 385.
Epidermis, Regeneration II, 208.
— Festigkeit und Aussteifung II, 59.
— Spannung II, 67.
Epigenesis-Theorie II, 235.
Epigenetische Evolution II, 235.
Epinastie, autogene und aitiogene II, 83, 356, 385, 684.
Epiphyten I, 141, 349.
Epiphytische Mykorrhiza I, 358.
Epitrophie durch Schwerkraftreizung II, 125.
Equisetumspore, aitiogene Induction der Polarität II, 190.
Erbgleiche und erbungleiche Zelltheilung II, 174.
Erbliche Variationen II, 236.
— Erhaltung von Variationen auf sexuellem oder asexuellem Wege II, 238.
Erblichkeit I, 26; II, 235.
— erworbener Eigenschaften II, 244.
— formative Reactionen nicht erblich II, 81.
— Jahresperiode und Tagesperiode nicht erblich II, 272, 491.
— der sprungweisen und adaptiven Variationen II, 240.
Erbmasse I, 49; II, 232.
Erde, entgiftende Wirkung I, 104.
Erfrieren, autogene und aitiogene Modification der Resistenz II, 302.
— mit und ohne Eisbildung II, 297, 314.
— Kennzeichen der erfolgten Tödtung II, 301.
— über Null II, 298, 314.
— Resistenz trockener Objecte II, 303.
— Schädigung durch wiederholtes Abkühlen II, 301.
— Schutz gegen dasselbe II, 304.
— Tödtung durch Abkühlung oder durch schnelles Aufthauen? II, 300.
— Ursachen der Resistenz II, 317.
— Ursachen desselben II, 299, 314.
— und Wärmeproduction II, 832.
— vgl. auch Gefrieren.
Ermüdungsstoffe I, 521.
Ernährung I, 268 ff.
— Begünstigung durch Reize I, 373.
— öconomischer Coefficient I, 374.
— vgl. Stoffaufnahme, Stoffumsatz etc.
Erntemasse I, 280; II, 18.
Ersatzthätigkeit nach Wegnahme von Organen II, 195—209.
Erschlaffung durch Schütteln II, 65.
Erschütterungen, Einfluss auf die Transpiration I, 230.
— — — Wachsen und Gedeihen II, 152.
— Veränderung des Zuckergehalts bei Sprossen II, 672.
Erschütterungsreizbarkeit II, 150, 436, 439.
Erwärmung vgl. Wärme.
Erythrophilie I, 57.

Erythrophyll I, 496.
Erworbene Eigenschaften, Erblichkeitsfrage II, 244.
Essigbacterien, Athmung I, 532.
Essiggährung I, 569.
— Einfluss der Temperatur I, 570.
— Grenzwerth der Säurebildung I, 570.
— wird dabei Kohlensäure producirt? I, 570.
— weitere Verarbeitung der Essigsäure I, 570.
Essigsäure als Nährstoff I, 369.
— als Stoffwechselproduct I, 485, 540, 569.
Etiolement II, 98.
— anatomische Veränderungen II, 100.
— correlative Beeinflussungen der verdunkelten Theile II, 101, 114.
— Einfluss der Spectralbezirke II, 117.
— — des Wassergehalts II, 115.
— und Heliotropismus II, 648.
— locales II, 101.
— Ursachen II, 114, 116.
Etiolin I, 298.
Etiolirte Pflanzen, Athmungsthätigkeit I, 574.
— — autonome Bewegungen II, 395.
— — Winden derselben II, 402.
— Stengel, Verlängerung der Wachsthumszone II, 13.
Euphotometrische Blätter II, 686.
Evolutionstheorie II, 235.
Excitation, Beziehung zur Reizintensität II, 624.
Excrete I, 271, 440.
Excretion fester Körper I, 95.
— Ursache I, 105.
Excretionsmechanik I, 112.
Existenzbedingungen II, 287.
Exosmose I, 81, 84.
Exotropie II, 690.
Extracellulares Plasma II, 220, 709.

F.

Fadenplasma II, 744.
Fadenranken II, 413.
Farbenänderung durch Gefrieren II, 301.
— im Herbst und Winter I, 498.
Farbiges Licht vgl. Spectralbezirke.
Farbstoffbacterien I, 496.
— Speicherung von Sauerstoff I, 554.
Farbstoffbildung, Aussenbedingungen I, 497.
— Beziehung zu Gerbstoffen I, 496.
— Einfluss des Lichts I, 497.
Farbstoffbildung bei niedriger Temperatur I, 319.
Farbstoffe der Chlorophyllkörner I, 296.
— Diosmose und Speicherung I, 79.
— Lichtabsorption durch dieselben I, 329, 496.
— zum Nachweis der Wasserbahnen I, 200.
— Reduction durch Gährungen etc. I, 558.
— Vorkommen und Bedeutung I, 495.
— Zerstörung I, 496.
— Zerstörung durch intensives Licht II, 319.
— Züchtung von farblosen Rassen I, 498; II, 241.
Farnprothallium, aitiogene Induction der labilen Dorsiventralität II, 182.
— formativer Lichteinfluss II, 103.
— Orientirungsursachen II, 680.
— Regenerationsvorgänge II, 207.
Farnsporangium, Oeffnungsbewegungen II, 544.
Farnsporen, Nothwendigkeit des Lichts für die Keimung II, 105.
Faserwurzeln I, 132.
Fäulniss I, 571.
Fermente vgl. Enzyme.
Fermentorganismen I, 503.
Ferricyankalium, ungeeignete Stickstoffnahrung I, 399.
Ferrocyankalium, ungeeignete Stickstoffnahrung I, 399.
Ferrocyankupfermembran I, 91.
Ferrocyansalze, Giftigkeit II, 353.
Feste Körper, Aufnahme und Ausgabe I, 94; II, 747.
Festigkeit, Abhängigkeit von Aussenverhältnissen II, 60.
Festigkeitsmodul der Zellhäute II, 61.
Festigung II, 55.
— Bedeutung der Zellkammerung II, 56.
— locale II, 59.
— Träger gleicher Oberflächenspannung II, 59.
— zweckentsprechende Anordnung der mechanischen Zellen und Gewebe II, 57.
Festigungsgewebe in Conflict mit anderen Geweben II, 58.
Festigungszellen und Festigungsgewebe II, 57.
Fettbäume I, 618.
Fette, Aufnahme I, 85.
— Nährwerth und Verarbeitung I, 372, 466, 534.
— als Reservestoffe I, 608.

Fette, Verathmung I, 534.
— Vorkommen und Bedeutung I, 467, 477.
— Vortheil derselben als Reservestoffe I, 609.
— Wanderung I, 606.
— vgl. auch Oele.
Fettenzyme I, 363, 510.
Fettfarbstoffe I, 496.
Fettpflanzen, Entsäuerung I, 310.
Fettsäuren I, 372, 478.
Feuchtigkeit vgl. Wasser, hygroskopische Bewegungen etc.
Fibrovasalstränge vgl. Gefässbündel.
Filarplasma II, 744.
Filtration der Gase I, 169.
— des Wassers I, 209, 241.
Filtrationsabnahme an Schnittflächen I, 243.
Filtrationswiderstand und osmotischer Druck I, 121, 453.
Flächenenergie (vgl. Oberflächenenergie) II, 878.
Flächenstellung der Blätter etc. II, 549.
Flächenwachsthum der Zellhaut II, 30.
Flagellaten, Chemotaxis und Osmotaxis II, 804, 808.
— Galvanotaxis II, 822.
— Geotaxis II, 791.
— Ortsbewegung II, 700.
— Phototaxis II, 771.
— Thermotaxis II, 767.
Flagellen vgl. Cilien.
Flankenstellung der Blätter etc. II, 681, 688.
Flechten, Austrocknungsfähigkeit II, 322.
— Colonisationsarbeit I, 157.
— Lösungswirkung auf Gesteine I, 156.
— Reservestoffe I, 620.
— Resistenz gegen Kälte II, 297.
— symbiotische Verhältnisse I, 357; II, 210.
— Zuwachsschnelligkeit II, 17.
Fleckenkrankheit des Tabaks, Ausbreitung auf die Unterlage beim Pfropfen II, 215.
Fleischextract, chemotropische Reizwirkung II, 584.
Fleischfressende Pflanzen I, 364.
— — Fortkommen ohne Fleischkost I, 366.
— — Reizbewegungen II, 435, 459, 460.
Fliehkraft, siehe Centrifugalkraft.
Flimmern vgl. Cilien.
Florideen, Assimilationscurve im Spectrum I, 327.
Fluor I, 433.
Fluor, Wachsthumsreiz durch dasselbe I, 409.
Fluorwasserstoff, Giftigkeit II, 337.
Formaldehyd, Production bei der Kohlensäureassimilation I, 340.
— Giftwirkung II, 345.
Formale Bedingungen II, 76.
Formative Erfolge, autogene II, 82.
— — durch Ausseneinflüsse II, 80, 84.
— — — chemische Einflüsse II, 133.
— — Eintheilungsprincipien II, 84.
— — durch Insecten II, 212.
— — — Parasiten II, 210.
— — — symbiotische Verhältnisse II, 209.
— — — den Turgescenzzustand II, 139.
— Reactionen, specifisch verschiedene Befähigung zu solchen II, 81.
— Reize II, 85.
— Stoffe I, 270, 439.
— Thätigkeit, die dirigirenden Factoren II, 221.
— — innere Ursachen II, 159.
— — traumatische Einflüsse II, 158.
— Ursachen, Theoretisches II, 232.
— Vorgänge, tägliche Periodicität II, 253.
— Wirkung einseitiger Beleuchtung II, 107.
— Wirkungen des Lichts II, 98, 112.
— — der Schwerkraft II, 124.
— — — Spectralbezirke II, 118.
— — — Temperatur II, 92.
Formverschiedenheiten in Folge der differenten Aussenbedingungen II, 80, 174, 247.
Fortleitung von Reizen vgl. Reizleitung.
Fortpflanzungsorgane, Abstossung II, 277, 537.
— Beeinflussung der Bildung durch die Aussenbedingungen II, 92, 104, 134, 248.
— Ruhezeiten II, 263.
— und vegetatives Wachsen II, 248.
Fremdbildungsreize II, 85.
Frost vgl. Erfrieren und Gefrieren.
Frostrisse II, 75.
Früchte, Abwerfen II, 277.
— Athmung I, 525, 529.
— Ausbildung ohne Befruchtung II, 213.
— kernlose II, 213.
— Kohlensäureassimilation I, 616.
— Oeffnungs- und Schleuderbewegungen II, 537.

Früchte, Stoffumwandlungen beim Reifen I, 616.
— Wachsthumsschnelligkeit II, 20.
— Wärmeproduction II, 839.
— Zufuhr der Nährstoffe I, 616.
Fruchtentwickelung, Abhängigkeit von der Fortbildung der Samen II, 198.
Fruchtstiele, autogene und aitiogene Krümmungsbewegungen II, 381, 385.
— tropistische Bewegungen II, 564, 576, 694.
Frühholz, erneute Bildung nach den Endblättern II, 274.
Frühlingsblüthen, thermocleistogame II, 496.
Frühlingspflanzen, Temperaturansprüche II, 90.
Frühtreiben II, 269.
Fucosan I, 302.
Fühlborsten bei Dionaea II, 456.
Fühlhebel II, 23.
Functionelle Reize, Allgemeinheit II, 203.
— — bei Pfropfvereinigungen II, 216.

G.

Gährfähigkeit, Verlust derselben I, 563.
Gährthätigkeit und Betriebsstoffwechsel I, 563.
— von Spross- und Spaltpilzen I, 539, 562.
Gährung, aerobe und anaerobe I, 540, 564.
— Ausgiebigkeit I, 538, 567.
— Bedeutung und Zweck I, 564.
— Beeinflussung durch die Aussenbedingungen I, 571.
— — — chemische Agentien I, 574.
— — — Erschütterungen I, 566; II, 153.
— — — Sauerstoff I, 556, 566.
— — — die Temperatur I, 573.
— Beschleunigung durch chemische Reize I, 575.
— Definition I, 522, 564.
— Gewinn von Betriebsenergie durch dieselbe I, 535, 560, 580; II, 885.
— hefeartige Gestaltung von Mucor II, 135.
— Hemmung durch die Producte I, 567, 569.
— intracellularer Verlauf I, 560.
— Oxydationsgährungen I, 569.
— Producte I, 539, 564.
— Reductionsvorgänge I, 541, 557.
— specielle Fälle I, 562.
— unbestimmte Abgrenzung gegen Athmungsthätigkeit I, 564.
Gährung, vergährbare Stoffe I, 539, 568.
— und Wachsthum I, 539, 580.
— Wärmebildung II, 845.
Gährungsenzyme I, 559.
Gährungstheorieen I, 560.
Galactosane I, 479.
Galactose, Nährwerth I, 372.
— Vorkommen und Verarbeitung I, 473.
Gallenbildung II, 212.
Gallerthülle, Bildungsmodus II, 36.
Gallertmassen, Durchlässigkeit I, 100.
— Vorkommen und Bedeutung I, 475.
Gallussäure, Nährwerth I, 372, 492.
Galvanische Reizungen II, 821.
Galvanischer Strom, chemische und auslösende Wirkungen durch Ionenverschiebungen II, 825.
— — Kataphorische Wirkung II, 823.
Galvanometer II, 869.
Galvanotaxis II, 820.
— der Amoeben II, 825.
— anodische und kathodische II, 821.
— Perceptionsort des Reizes II, 761.
— projective Demonstration II, 823.
— Reaction kernfreier Stücke II, 825.
— Reizbedingungen und Auslösungsprocess II, 825.
— Sensibilität der Cilien II, 825.
— transversale II, 822.
— topische II, 824.
— Umwendung bei Steigerung der Stromintensität II, 822.
Galvanotropismus II, 547, 593.
Gamotropismus II, 356, 391.
Gasanalyse, Apparat von Bonnier und Mangin I, 292.
Gasaustausch, Mechanik I, 158.
— durch Spaltöffnungen und Lenticellen I, 171.
— — trockene und imbibirte Häute I, 164.
Gasblasenausscheidung bei der Kohlensäureassimilation etc. I, 185, 291.
Gasblasen-Methode I, 291.
Gasdiffusion I, 169.
Gasdiosmose I, 168.
Gasdurchpressung durch Pflanzen I, 178.
Gase, Druck und Bewegungszustände I, 178.
— Permeabilität von Cuticula und Kork I, 100.
— Zusammensetzung in der Pflanze I, 182, 187.
Gasfiltration I, 169.

Gasgehalt der Pflanzen I, 164.
— des Wassers I, 168.
Gasinterdiffusion I, 169.
Gaskammern II, 794.
Gasströme I, 187.
Gastranspiration I, 169.
Gastronastie II, 356.
Gasvacuolen I, 93, 119; II, 698.
Gaswechsel bei der Athmung I, 524.
Gaswege I, 162, 171.
Gedeihen, siehe Wachsthum.
Gefässbündel, Bedeutung für die Stoffwanderung I, 588.
— — — — Wasserleitung I, 195.
— bicollaterale und collaterale I, 590.
— Zerreissungen beim Abwerfen von Blättern etc. II, 277.
— — — Wachsen II, 39.
Gefässcryptogamen, Austrocknungsfähigkeit II, 326.
— Befruchtungsmechanik II, 802.
Gefässe, Inhalt I, 205.
— Länge I, 184.
— negativer Luftdruck I, 183.
Gefrieren, Beeinflussung der Ruhezeiten II, 266.
— Bildung von Frostrissen II, 75.
— und Erfrieren II, 297.
— Erschlaffen und Bewegungen durch dieses II, 75.
— Ort und Bedingungen der Eisbildung II, 307.
— Sprengungen durch Eisbildung II, 307.
— Temperaturverlauf bei Eisbildung in der unterkühlten Pflanze II, 311.
— Wasserentziehung durch die Eisbildung II, 315.
— Zuckerbildung I, 514.
Gefrierpunkt und Ueberkältung II, 309, 313.
Gefrierpunktserniedrigung II, 309.
Gegenreactionen bei Reizungen und Krümmungen II, 365, 596.
— stoffliche I, 516.
Geisseln, siehe Cilien.
Gelbes Licht, Einfluss auf Wachsthums- und Bewegungsvorgänge I, 328; II, 117, 532, 577, 778.
Geleitzellen, Rolle bei der Stoffwanderung I, 588, 593.
Gelenkbewegungen, aitionastische II, 433, 522.
— autonome II, 383.
Gelenkbewegungen, Compression der Zellen dabei II, 371.
— mechanische Vermittelung II, 370.
— tropistische II, 650, 660.
Gelenke, Bauverhältnisse II, 371.
— Gewebespannung II, 69, 371.
— Verhalten bei einseitiger Operation II, 450.
Generationswechsel, autogener und aitiogener II, 249, 251.
Geocarpie II, 564.
Geodiatropismus II, 565, 677, 686.
Geogene Induction von Dorsiventralität etc. II, 186.
Geonastie, Definition II, 83.
Geonyctinastische Bewegungen II, 510.
Geoplagiotropismus II, 565, 677, 682.
Geostrophismus II, 549.
Geotactische Reizbedingungen II, 644, 793.
Geotactischer Stimmungswechsel II, 792.
Geotaxis II, 791.
Geotonus, autogene und aitiogene Veränderungen II, 390, 512, 609, 677, 690.
Geotortismus II, 654, 691.
Geotrophie II, 83.
Geotropische Induction, Bedeutung für aitionastische Bewegungen II, 508, 511.
— — — — autonome Bewegungen II, 388.
— Krümmung, active und passive Gewebe II, 664.
— — autogene Ausgleichung derselben II, 569.
— — Energie und Arbeitsleistungen II, 657, 892.
— — innere Regulation des Wachsthums in Geweben II, 644, 663.
— — Mechanik der Nutations- und Variationsbewegungen II, 660.
— — Verhalten von Lamellen II, 663.
— — Verlauf der Reaction und Form des Krümmungsbogens II, 653.
— — Zellwandverdickungen dabei II, 669.
— Reizung durch Centrifugalkraft II, 566.
— — chemische Veränderungen bei derselben II, 645.
— — Fortleitung II, 608.
— — Schwellenwerthe, Reactionszeit, Inductionszeit, Nachwirkungen II, 621.
— Sensibilität, autogene und aitiogene Veränderungen II, 390, 512, 609, 677, 690.

Geotropische Sensibilität, Localisation und Separation von der Actionszone II, 601.
— — Sistirung durch Verwundungen II, 606.
— — Vertheilung in Geweben II, 644.
Geotropischer Auslösungs- und Reizprocess II, 640.
— Grenzwinkel II, 563.
— Stimmungswechsel bei Ausläufern und Rhizomen II, 495, 508, 675.
Geotropismus, aitiogene Ausschaltung von Perception oder Action II, 610.
— bei Algen II, 565.
— autogene und aitiogene Veränderung II, 512, 564, 609, 675.
— Beeinflussung durch Aussenbedingungen II, 609.
— — — Licht II, 511, 615, 675.
— — — Sauerstoff I, 581; II, 535, 610.
— — — Temperatur II, 511, 611, 677.
— — — Verwundungen II, 612.
— Beispiele II, 562, 675.
— bei Blattorganen II, 565, 687.
— bei Blüthen II, 694.
— Definition II, 547, 555, 640.
— Eliminirung am Klinostaten II, 567.
— der Laub- und Lebermoose II, 566, 694.
— Modification der Athmungsthätigkeit dabei II, 618.
— bei Pilzen II, 565.
— der Ranken und Schlingpflanzen II, 412, 419.
— von Sprossen II, 562, 683.
— Steigerung mit Centrifugalkraft II, 625.
— Trennung von Perceptions- und Actionszone II, 605.
— Veränderungen in Folge von Decapitation etc. II, 612.
— Veränderungen mit der Reizintensität II, 625.
— — der Reizwirkung mit der Ablenkung II, 632.
— Weber's Gesetz II, 627.
— Zusammenwirken mit Heliotropismus II, 618.
Gerbsäure-Leimmembran I, 90.
Gerbstoffe, Ausfällung in lebenden Zellen I, 80; II, 467.
— Nährwerth für Pilze I, 492.
— Producte der Kohlensäureassimilation? I, 302.
Gerbstoffe beim Reifen der Früchte I, 617.
— Speicherung durch dieselben I, 82.
— Vorkommen und Bedeutung I, 494.
Gerbstoffschläuche, Bedeutung bei der Reizfortpflanzung in Mimosa II, 474.
Gesammtzuwachs II, 18.
Geschlechtsbestimmung II, 251.
Getreide, Nachwirkung der im Norden abgekürzten Entwickelungsperiode II, 267.
Gewebe, Abhängigkeit der physikalischen Eigenschaften von der Verkettung der Zellen II, 63.
— Aenderung der Cohäsionsverhältnisse mit der Entwickelung II, 64.
— Bedeutung des Turgors für die Tragfähigkeit zartwandiger II, 63.
— Biegungsfestigkeit und Spannungen II, 65.
— Elasticität und Cohäsion II, 63.
— elektrische Leitfähigkeit II, 866.
— Grösse der Turgordehnung II, 65.
— Plasticität jugendlicher II, 64.
Gewebeanschluss der Parasiten I, 355.
Gewebedifferencirung und Ausbildung, Bedeutung der functionellen Reize II, 203.
— Mittel dazu II, 49.
Gewebespannung II, 67.
— Aenderung im Gipsverband und bei Aussenleistungen II, 145, 892.
— durch Arbeitsleistung der osmotischen Energie II, 880.
— Ausseneinflüsse II, 74.
— Bedeutung für Wachsthum II, 38, 73.
— Beziehung zwischen Längs- und Querspannung II, 70.
— Dimensionsänderungen beim Isoliren II, 68.
— Einfluss der Temperatur und des Gefrierens II, 74.
— — des Wassergehalts II, 74.
— Entwickelung und Veränderung II, 38, 72.
— etiolirter Organe II, 101.
— der Gelenke II, 69, 371, 660.
— innere und äussere Arbeitsleistungen bei dieser und durch diese II, 892.
— Intensität II, 70.
— Krümmung isolirter Schichten II, 68.
— partielle und totale Uebertragung der Turgorenergie II, 71.
— Periodicität II, 74, 253, 274.
— positive und negative II, 67.

Gewebespannung, Querspannung II, 68, 274.
— Schnellbewegungen durch Activirung derselben II, 538.
— bei tropistischen Krümmungen II, 667.
— Veränderung bei dem Verkürzungswachsthum II, 16.
— Wandverdickung in Folge derselben II, 669.
Gewebezerreissungen beim Wachsthum II, 39, 72.
Giftbildung, Veränderlichkeit I, 500.
Gifte II, 332.
— Accommodation an dieselben II, 337.
— Beschleunigung der Thätigkeit durch geringe Dosen I, 373, 408; II, 76, 128.
— Einfluss auf Athmung und Gährung I, 575.
— — — Bewegungsvorgänge II, 332, 534.
— — — Locomotionen und pulsirende Vacuolen II, 736, 793.
— Gegengifte (Antitoxine) II, 347.
— progressives Wirken II, 349.
— Resistenz gegen die selbstproducirten II, 333, 499.
— — trockener Objecte gegen Dämpfe und alcoholische etc. Lösungen II, 324.
— Schädigung anderer Organismen durch dieselben II, 333.
— Schutzeinrichtungen II, 348.
— specifisch differente Wirkungen auf Pflanzen und Thiere II, 335.
— Unschädlichmachung durch Fixiren, Beseitigen etc. II, 341, 347.
— Vorkommen und Bedeutung I, 499.
— Züchtung von giftfreien Rassen II, 241.
Giftempfindlichkeit, Differenz in den Entwickelungsstadien II, 336.
— der verschiedenen Organe des Protoplasten II, 343.
Giftigkeit, Abschätzung nach der Wirkung constanter Concentration II, 348.
— des destillirten Wassers II, 335.
Giftwirkung, Abnahme durch Herabsetzung der Aufnahme II, 341.
— antagonistische I, 515.
— Beeinflussung von Partialfunctionen II, 339.
— und chemische Constitution II, 349.
— Differenz bei Darbietung einer bestimmten Dosis und einer Lösung bestimmter Concentration II, 348.
Giftwirkung, Differenz zwischen Tödtung und Wachsthumshemmung II, 338, 352.
— und Dissociation II, 351.
— Einfluss der Beigaben und der Versuchsbedingungen II, 336, 352.
— — — Temperatur II, 293.
— der Elektrolyte und Nichtelektrolyte II, 353.
— Gegenreactionen und Entgiftung II, 346.
— von Gemischen und Ionen II, 350.
— bei isolirter Darbietung eines anorganischen Nährstoffs II, 336.
— katalytische II, 344.
— Minimum, Maximum und Ultramaximum II, 348.
— Nothwendigkeit des Eindringens in den Protoplasten II, 341.
— physiologische Bedeutung derselben II, 287, 341.
— des Sauerstoffs auf Aerobien und Anaerobien II, 333.
— Schwellenwerthe und transitorische Störungen II, 332, 346.
— Ueberwindung und Beseitigung II, 346.
— Ursachen II, 339.
Gipsverband II, 146.
Gleichgewichtslage, antagonistische (Indifferenzzone) II, 758.
— resultirende II, 501, 556, 673 etc.
Gleitbewegungen II, 697, 707.
Gleitendes Wachsen II, 51.
Glitschbewegungen II, 726.
Globoide I, 422, 609.
Globuline als Reservestoffe I, 457.
Glucase I, 508.
Glutamin als Reservestoff I, 608.
— — Stoffwechselproduct I, 454.
Glyceride, Vorkommen und Bedeutung I, 478.
Glycerin, chemo- und osmotactische Wirkungslosigkeit II, 803, 810.
— Diosmose I, 84.
— Nährwerth I, 367.
— Stärkebildung in den Chloroplasten I, 308.
— Vergährung I, 566.
Glycyrrhizin, Nährwerth für Pilze I, 492.
Glycocoll, Nährwerth I, 372, 397.
Glycogen, Vorkommen und Verarbeitung I, 474, 588, 608.
Glycolsäure I, 617.
Glycosane I, 479.
Glycose, siehe Dextrose.

Glycoside, Vorkommen und Bedeutung I, 491.
— Nährwerth I, 492.
Glycosidenzyme I, 493, 509.
Grannen, hygroskopische Bewegungen II, 543.
Granulase I, 508.
Granulation durch chemische und mechanische Reize II, 466, 468.
Granulobacter, siehe Bacterien.
Grashalm, intercalares Wachsthum II, 14.
Grasknoten, Erwecken des Wachsthums am Klinostaten II, 126, 651.
— geotropische und heliotropische Krümmung II, 651.
— Gewebespannung II, 69.
— Wachsthumsmechanik bei der geotropischen Krümmung II, 664.
Gravitation, siehe Schwerkraft.
Greifbewegungen beim Winden II, 403.
Grenzwinkel II, 597.
Griffel, Berührungsreizbarkeit II, 458.
Grosse Periode vgl. Periode.
Gründüngung I, 383.
Grünes Licht, Einfluss auf Wachsen und Gestalten II, 118.
Guanidin, Stoffwechselproduct I, 454.
Guanin, Stickstoffnahrung I, 397.
— Stoffwechselproduct I, 454.
Gummi, osmotische Leistung I, 129.
Gummiarten, Vorkommen und Bedeutung I, 745.
Gummienzym I, 477.
Guttation I, 235.
Gymnoplast I, 51.
Gynostemium, Bewegungsthätigkeit II, 384.

H.

Haare, Autotropismus II, 597.
— Bedeutung für Transpiration I, 219.
— innere II, 51.
— Wachsthumsschnelligkeiten II, 19.
— Wachsthumsvertheilung II, 11.
— Wassersecretion I, 257.
Haftorgane, Bildung in Folge von Contactreizung II, 150, 427.
— bei Pilzen I, 360.
Haftscheiben bei Kletterpflanzen II, 417.
Haftwurzeln, Geotropismus und Heliotropismus II, 563.
Hakenkletterer II, 416.
Halbparasiten I, 352.
Haematochrom I, 298.
Haptomorphosen II, 155.
Haptotropismus und Haptotaxis, siehe Thigmotropismus und Thigmotaxis.
Harmonisches, correlatives Zusammenwirken der Organe II, 201.
— Zusammenwirken der Cilien II, 702.
Harnsäure, Stickstoffnahrung I, 397.
Harnstoff I, 460.
— chemotactische Wirkung II, 803.
— Diosmose I, 84.
— Nährstoff I, 369.
— Stickstoffnahrung I, 397.
Harnstoffgährung I, 503, 559.
Harze, Vorkommen und Bedeutung I, 501.
Hauptspross, Ersatz nach Verwundungen II, 612.
Haupt- und Seitensprosse, Orientirungen derselben II, 683.
Haustorien der Parasiten I, 355; II, 418.
— vgl. Haftorgane.
Hautschicht des Protoplasten, Entstehung und Bedeutung I, 40, 77.
— — Bedeutung bei der Reizperception II, 367, 636.
Hefe vgl. Gährung und Saccharomyces.
Hefeform von Mucor, Bildungsursachen II, 135.
Hefnerlicht II, 574.
Heisse Quellen, Vorkommen von Organismen in denselben II, 88, 295.
Helioplagiotropismus der Blätter etc. II, 537, 624, 687.
Heliostrophismus II, 549.
Heliotaxis, siehe Phototaxis.
Heliotropische Krümmung, active und passive Gewebe in der Actionszone II, 664.
— Krümmungen, Wachsthumsverhältnisse und Zellmechanik II, 663.
Heliotropische Reizung, chemische Veränderungen bei dieser II, 646.
— — durch intermittirende Beleuchtung II, 621.
— — Fortleitung derselben II, 608.
— — — Lichtabfall oder Lichtrichtung? II, 647.
— — Weber's Gesetz II, 626.
— Sensibilität, autogene Veränderung derselben II, 576.
— — Bewegungen durch die Aenderung dieser II, 390.
— — Sistirung durch Verwundungen II, 606.

Heliotropische Sensibilität, Wirkung der Leuchtbacterien II, 851.
— — des Lichts verschiedener Intensität II, 572, 620.
— — — polarisirten Lichts II, 579.
— — der verschieden brechbaren Strahlen II, 577.
Heliotropismus, autogene und aitiogene Veränderung II, 576, 609, 679 etc.
— aitiogene Ausschaltung von Partialfunctionen II, 610.
— Begriff II, 547, 555, 572, 648.
— Beeinflussung durch Sauerstoff I, 581; II, 533.
— Eliminirung am Klinostaten II, 567.
— laterale Krümmung im prismatischen Spectrum II, 579.
— Lichtabstufung durch Tuschprismen II, 573.
— Methodisches II, 577.
— Perceptionsprocess und Reizbedingungen II, 648.
— plagiotroper und transversaler II, 572.
— bei Ranken und Schlingpflanzen II, 412, 419.
— Schwellenwerthe, Inductionszeit, Reactionszeit, Nachwirkungen II, 621.
— sensible Partien bei Blättern II, 603.
— Trennung der Perceptions- und Actionszone II, 603.
— Uebergang des positiven in den negativen mit Steigerung der Lichtintensität II, 573, 624.
— beim Ueberstreichen einer Flanke II, 558.
— der Variationsgelenke II, 660.
— Verlauf der Krümmungsreactionen II, 655.
— Zusammenwirken mit Geotropismus II, 618.
— — — Photonastie etc. II, 552, 679.
Hemicellulosen I, 480.
Hemmungsreize II, 85.
Hesperidin I, 495.
Heterogene Induction II, 619.
Heteromorphose I, 20; II, 82, 205.
Heterotrophie I, 349, 352.
Hexosen, Vergährung I, 565.
— Vorkommen I, 468.
Hippursäure, Stickstoffnahrung I, 397.
Hohlwerden von Pflanzentheilen II, 39, 50.
Holz, Dimensionsänderung bei Temperaturwechsel II, 74.
Holz, Regeneration II, 208.
— Wärmeleitung II, 850.
Holzkörper, Leitbahn für Wasser I, 192.
— Spannungen II, 67.
— Stofftransport in demselben I, 585, 591.
Holzlösende Enzyme I, 361, 509.
Holzpflanzen, Ablagerung und Activirung der Resersestoffe I, 617.
— Festigung II, 56.
— grosse Periode des Dickenwachsthums II, 15.
— Orientirungsursachen der Haupt- und Seitensprosse II, 683.
— Umwandlung der Reservestoffe durch niedrige Temperatur I, 618.
Homalotropismus II, 548.
Homogentisinsäure, Bildung bei der geotropischen, heliotropischen etc. Reizung II, 645.
Homoiotherme Organismen II, 828.
Honigthau I, 267.
Horizontalmikroskop II, 23.
Hornendosperm I, 614.
Humus, Absorptionseigenschaften I, 151.
Humusboden, Bildung I, 157.
— Eigenschaften und Bedeutung I, 146.
Humustheorie I, 353.
Humuszehrer I, 354.
Hungertod II, 283.
Hungerzustände I, 452, 607.
Hutpilze, Regeneration des Huts II, 208.
— Umwachsen von Grashalmen II, 151.
Hyaloplasma I, 41.
Hyaloplasmafäden als Reizbahnen II, 227.
Hyaloplasmahaut I, 77, 93.
Hybridation II, 216.
Hydathoden I, 235.
Hydrische Einflüsse auf locomotorische und Plasmabewegungen II, 814.
— — — Wachsthum, Bewegungen und Gestaltungen II, 137, 497.
Hydrochinon, Nährwerth für Pilze I, 492.
Hydronastische Bewegungen II, 497.
Hydrotaxis II, 815.
Hydrotropische Reizung, chemische Veränderungen bei dieser II, 646.
— Sensibilität der Wurzelspitze II, 605.
Hydrotropischer Stimmungswechsel bei Plasmodien II, 792.
Hydrotropismus II, 547, 586.
— Charakteristik des Reizanstosses II, 592.

Hygroskopische Bewegungen von Früchten etc. II, 542.
Hypochlorin I, 297, 303.
Hypocotyl, Etiolement II, 98.
— Geotropismus II, 565.
— Wachsthumsverkürzung II, 16.
Hyponastie II, 83, 356, 385, 684.
Hypotrophie durch Schwerkraftreiz II, 83, 125, 185.
Hypoxanthin, Stoffwechselproduct I, 454.

I.

Idioplasma I, 41, 49; II 176.
Idioplasmatheorie II, 234.
Imbibition I, 59.
— Bedeutung für Wachsthum II, 27.
— und Quellung I, 61.
Imbibitionsbewegungen II, 542.
Imbibitionswasser, Volumänderungen durch dasselbe II, 74.
Immergrüne Blätter, Stoffwanderung I, 616.
— — Verhalten im Winter I, 616.
Immunisirung I, 516.
Inactivirung der Chloroplasten I, 319.
Inäquale Zelltheilung II, 44, 791.
Inäquipolarer Bau II, 187.
Incrustation mit Eisenoxyd I, 116, 421.
— mit Kalk I, 115.
Indican I, 495.
Indicatoren für saure und alkalische Reaction I, 490.
Indifferente Anlagen II, 170.
Indigo I, 496.
Indigocarmin, Aufnahme und Nichtaufnahme I, 81.
— zum Nachweis der Wasserbahn I, 199.
Indigolösung, Reduction durch die Stoffwechselthätigkeit I, 559.
Indigoweiss zum Nachweis von Sauerstoff I, 293.
Indirecte Theilung (siehe Amitose) II, 48.
Inducirte Bewegungen und Reizungen II, 356.
Induction (autogene und aitiogene) der stabilen und labilen Verticibasalität II, 187.
— autogene und aitiogene Veränderung derselben II, 167.
— von Dorsiventralität II, 180.
— heterogene und isogene I, 18.
— stabile (inhärente, fortwirkende) und labile (locale, veränderliche) II, 167.
Inductionseinflüsse I, 29.
Inductionsschläge, Einfluss auf Wachsthum II, 123.
— mechanische und auslösende Wirkungen II, 536, 820.
— Verschiedenheit der Wirkung des Oeffnungs- und Schliessungsschlags II, 821.
— Zerfallen von Algenfäden durch dieselben II, 540.
Inductionszeit bei tropistischen Reizungen II, 620.
Infusorien, Chemotaxis und Osmotaxis II, 805.
— Contactreizbarkeit II, 817.
— Galvanotaxis II, 822.
— Geotaxis II, 792.
— Symbiose mit Algen I, 357.
— Thermotaxis II, 767.
— Umwendung der Bewegungsrichtung in Salzlösungen II, 825.
Innenarbeit und Aussenarbeit II, 892.
Innere Factoren und Reize II, 86, 162.
— Ursachen der specifischen Gestaltung II, 158.
Inosit I, 475.
Inotagmen II, 721.
Insecten, Gallenbildung durch dieselben II, 212.
Insectivore Pflanzen I, 365.
Intercalare Vegetationszonen II, 511.
— — Festigung derselben II, 14.
Intercellularen, Einfluss der Injection I, 415; II, 139.
Intercellularluft, Gasdruck und Gasbewegung I, 181, 185.
— Zusammensetzung I, 182, 187.
Intercellularsystem, Ausführungsgänge I, 170.
— Bedeutung I, 163.
— Entstehung II, 50.
— Inhalt I, 163.
— Injection durch Blutungsdruck I, 258.
— Volumen I, 164.
— vgl. Durchlüftungssystem.
Interdiffusion der Gase I, 169.
Internodien, Differencirung II, 11.
— Etiolement II, 99.
— Grössenperiode II, 8.
— Längenperiode II, 8.
— Torsionen II, 386.
— — bei der Blattorientirung II, 693.
— Wachsthumsvertheilung II, 11.
Intoxicationen, siehe Gifte.

Intracellulare Reize II, 163.
Intramoleculare Athmung I, 543.
— — Alkoholbildung I, 546.
— — Bedeutung I, 544.
— — Beeinflussung durch die Aussenbedingungen I, 571.
— — Einfluss der Temperatur I, 544, 546, 573.
— — Kohlensäureproduction im Verhältniss zur normalen Athmung I, 545.
— — Lebensdauer bei derselben I, 544.
— — Producte I, 543.
— — Reductionsvorgänge I, 557.
— — Verarbeitung von Zucker I, 545.
— — Wärmebildung II, 845.
— — Wasserstoffproduction I, 543.
Intussusception, moleculare, cellulare, lamellare II, 28.
Intussusceptionswachsthum II, 28, 30.
Inulase I, 509.
Inulenin I, 474.
Inulin, Reservestoff I, 608.
— Vorkommen und Verarbeitung I, 473.
Invertin, Secretion I, 362.
— Vorkommen bei Hefearten I, 565.
Invertine I, 509.
Ionen, chemotactische Wirkungen II, 807.
— Dissociation und Giftwirkung II, 350.
— Durchwandern der Plasmahaut I, 88.
Ionenwirkung bei der Galvanotaxis II, 825.
Irisin I, 474.
Isäthionsäure, Nährstoff I, 423.
— als Schwefelquelle I, 414.
Isatin I, 495.
Isodynamische Vertretung von Stoffen I, 580; II, 889.
Isosmose I, 117, 127.
Isosmotische Lösungen, osmotactische Wirkung derselben II, 581, 808.
Isotropie, Definition II, 83.

J.

Jamin'sche Kette I, 205.
Jahresperiode II, 259.
— Abwerfen der Blätter etc. II, 276.
— Aufhebung und Verlegung II, 270.
— autogene und aitiogene II, 260.
— Beeinflussung durch die Aussenbedingungen II, 265.
— des Blutens I, 247.
— Einfluss der Entwickelungsbedingungen auf die Ruhezeit II, 267.
Jahresperiode, Erblichkeit und transitorische Nachwirkungen II, 271.
— in Folge von trockenen Jahreszeiten II, 264.
— in Folge des Lichtwechsels II, 264.
— innere Ursachen II, 261, 273.
— Thätigkeiten und Reactionsfähigkeiten während der Winterruhe II, 265, 273.
— ungleiche Ruhezeiten von Spross, Holz, Rinde, Wurzel II, 262.
— der Transpiration I, 232.
— Verkürzung durch Anaesthetica, Entblättern, Gefrieren etc. II, 266.
— — der Sommerperiode in Höhenlagen und im Norden II, 268.
— Zustandekommen II, 269.
— Wiederbelaubung nach dem Entblättern II, 168, 196, 265.
Jahresringe, doppelte II, 274.
— Zusammenhang mit der Jahresperiode II, 274.
Jod I, 433.
— Anhäufung I, 110.
— Eindringen in den Protoplasten I, 83.
— Entbehrlichkeit I, 425.

K.

Kalium, Bedeutung und Vorkommen I, 423.
— chemotactische Reizwirkung auf Bacterien, Flagellaten etc. II, 803.
— Vertretbarkeit durch Rubidium? I, 404, 423.
— Wanderung I, 597.
Kaliumphosphat, Secretion I, 85.
Kalkincrustationen I, 115.
Kalkpflanzen, Ursachen der Localisation I, 434.
Kalkschuppen I, 113.
Kalk vgl. auch Calcium.
Kälte, Beeinflussung der Ruhezeiten II, 266.
— Deformation des Protoplasma II, 317.
— Einfluss auf die Umwandlung von Reservestoffen I, 618.
— Erschlaffung und Bewegung durch dieselbe II, 75.
— Lebensdauer gefrorener Pflanzen II, 300.
— Schädigung durch Austrocknen II, 304.
— ungleiche Resistenz II, 297.
— Zuckeranhäufung durch dieselbe I, 514.
Kältestarre II, 78.
Kältewirkungen vgl. Gefrieren, Erfrieren und Temperatur.

Karpotropismus II, 391.
Karyokinese, Modification durch Ausseneinflüsse II, 49.
— Mechanik II, 743.
Karyoplasma I, 36.
Katalyse I, 504.
— vgl. Enzyme.
Katatonische Reize II, 361.
Katatropistische Bewegungen II, 548.
Kathodische Galvanotaxis II, 821.
Kefir I, 571.
Keimchen II, 233.
Keimen, Stoffmetamorphosen bei demselben I, 465, 470.
Keimpflanzen, Athmungsenergie I, 529.
— autogene und aitiogene Bewegungen II, 381, 391.
— Beeinflussung des Wachsthums durch äussere Factoren II, 87ff.
— chemische Zusammensetzung I, 465, 470.
— Entwickelung nach Entfernen des Endosperms oder der Samenlappen I, 607.
— Entwickelungsgrenze auf Kosten des Reservematerials I, 607.
— Fixirung beim Keimen II, 674.
— Geotropismus II, 563.
— Heliotropismus II, 573.
— Hydrotropismus II, 587.
— Lage der tropistischen Actions- und Perceptionszone II, 600.
— Nutationsbewegungen II, 382.
— Reizleitung in denselben II, 607.
— Stoffwanderung in denselben I, 610.
— Substratrichtung II, 595.
— Thermotropismus II, 580.
— Trennung der heliotropischen Perception und Action II, 603.
— aus unreifen Samen I, 607.
Keimplasma I, 49; II, 176.
— reparable Modificationen und Inactivirungen II, 176.
— Veränderungen bei der Variation II, 236.
Keimung, Einfluss der Wasserbedeckung II, 141.
— in Folge chemischer Reize I, 351.
— der Samen, Anregung durch Pilze II, 213.
Keimzelle, Entwickelungsgang aus inneren Ursachen II, 165.
Kern vgl. Zellkern.
Kernholz, Leitvermögen für Wasser I, 195.
Kieselpflanzen, Ursachen der Localisation I, 434.
Kieselsäure, Lagern des Getreides I, 431.
— Vorkommen und Bedeutung I, 429; II, 61.
Kieselsäureeinlagerung und Wachsthum II, 37.
Kinetische Reize, Definition II, 361.
Kinoplasma I, 41; II, 744.
Kitzelreize II, 150, 436.
Kleberproteinstoffe, Reservestoffe I, 457.
Kletterpflanzen, Combinationen von Typen und Bindeglieder II, 399.
— Eintheilung II, 398.
— Mittel zur Erreichung der Stütze II, 400.
— Vortheile der verschiedenen Typen II, 400.
— vgl. Ranken und Schlingpflanzen.
Klinostat II, 567.
— intermittirender II, 571.
Klinotropismus II, 548.
Knöllchenbacterien, Arten und Anpassungsformen I, 392.
— Stickstoffassimilation I, 384.
— Symbiose I, 390.
Knollen, Athmungsenergie I, 529.
— Athmungssteigerung durch Verwundungen I, 577.
— Jahresperiode II, 260.
— Regulation der Tiefenlage II, 16, 676.
— Reservestoffe und Stoffwanderung I, 670.
— tägliche Wachsthumsperiodicität II, 258.
— Wärmebildung II, 832, 839, 841.
— Ursachen des Zurückhaltens der magazinirten Stoffe I, 605.
Knollenbildung, correlative an ungewöhnlichen Stellen II, 196.
— Einfluss des Lichts II, 106.
Knospen, Beeinflussung des Austreibens durch Licht II, 101.
— bevorzugtes Austreiben der kräftigeren II, 192.
— Entwickelung zu Lang- oder Kurztrieben II, 168.
— Entwickelungsgrenze isolirter I, 607.
— grosse Periode derselben II, 260, 270.
— Thränen derselben I, 255.
— Wärmebildung II, 838.
Knospenbildung, Beeinflussung durch einseitige Beleuchtung II, 107.
Knospenentfaltung, Bewegungen dabei II, 385.

Knospenentwickelung, Einfluss der Einkrümmung II, 154.
— Einfluss der Schwerkraft II, 124.
Knospenschuppen, Umwandlung in Laubblätter II, 168, 197.
Knoten, Geotropismus und Heliotropismus II, 651.
— Gewebespannung II, 69.
Kobalt, Vorkommen I, 432.
Kobaltpapier zum Transpirationsnachweis I, 225.
Kohle als Culturboden I, 411.
Kohlenhydrate I, 466.
— Bildung durch Assimilation I, 298.
— Nährwerth und Verarbeitung I, 368, 466, 469.
— Reservestoffe I, 608.
— Wanderbahnen derselben I, 586.
— vgl. auch Zucker, Dextrose, Stärke etc.
Kohlenoxyd, Unschädlichkeit desselben II, 335.
— wird nicht assimilirt I, 309.
Kohlenoxydproduction I, 540.
Kohlensäure, aerotropische Reizwirkung II, 586.
— Beeinflussung aitionastischer Krümmungsbewegungen II, 535.
— chemosynthetische Assimilation I, 346.
— chemotactische Reizwirkung II, 812.
— Einfluss auf Plasmaströmungen II, 796.
— Giftwirkung II, 333.
— und Kieselsäure, Widerstreit beider I, 282.
— Permeabilität der Wandungen I, 166.
— Production durch Athmung und Gährung I, 531.
Kohlensäureanhäufung, Einfluss auf Athmung und Gährung I, 575.
Kohlensäureassimilation I, 284.
— Abnahme in tiefem Wasser I, 337.
— Arbeitsleistung des Lichts I, 331.
— und Athmung I, 285, 524.
— Auswandern der Producte I, 299, 305, 615.
— Bedeutung in der Natur I, 275, 279, 285.
— Beeinflussung durch Aussenbedingungen I, 317.
— ohne Chlorophyll I, 287.
— chlorophyllarmer Organe I, 525.
— chlorophyllfreier Chromatophoren I, 286.
— Einfluss chemischer Agentien I, 322.
Kohlensäureassimilation, Einfluss auf die elektrischen Spannungsverhältnisse II, 871.
— — der Lichtintensität I, 323.
— — — Partiärpressung der Kohlensäure I, 315.
— — — Temperatur I, 321.
— — des Turgescenzzustandes I, 322.
— — auf die Wachsthumsthätigkeit II, 113.
— Entsäuerung von Fettpflanzen I, 310.
— Ersatz durch zugeführte Nahrung I, 307.
— Gasblasenmethode I, 315.
— Gewinn und Herkunft der Kohlensäure I, 313.
— Hemmung durch die Producte I, 305.
— Intensität I, 303, 306.
— isolirter Chloroplasten I, 288.
— Kohlensäure ist nicht ersetzbar I, 309.
— im künstlichen Licht I, 336.
— Lichtgenuss der Blätter I, 343.
— Methodisches I, 291.
— durch Nitro- und Schwefelbacterien I, 348.
— Nothwendigkeit des Chlorophyllapparats I, 284.
— bei Plasmolyse I, 322.
— Producte derselben I, 298.
— rother Blätter I, 290.
— —, brauner etc. Organismen I, 286, 298, 333.
— und Sauerstoffausscheidung I, 314.
— Schädigung durch Entziehen der Kohlensäure I, 307.
— Schirmtheorie Pringsheim's I, 325.
— ist ein Specialfall der assimilatorischen Thätigkeit I, 272.
— specifische Assimilationsenergie I, 343.
— in den Spectralbezirken I, 325.
— Theoretisches I, 338.
— Unfähigkeit chlorophyllfreier Organismen I, 287.
— Verhältniss von Kohlensäureconsum und Sauerstoffproduction I, 303.
— Wirkungsweise des Chlorophylls I, 334.
— zweckentsprechende Bauverhältnisse der Pflanzen I, 341.
Kohlensäuregehalt der Bodenluft I, 153.
— — Intercellularluft I, 187.
— — Luft I, 280, 313.
— und Wachsthum I, 316.
Kohlensäuresecretion der Wurzeln I, 154.

Kohlenstoff, Kreislauf desselben in der Natur I, 279.
Kohlenstoffverbindungen, allgemeine Nothwendigkeit dieser I, 277.
Kohlenwasserstoffe, nicht assimilirbar I, 309.
— Production I, 540.
Kork, Bedeutung für Transpiration I, 218.
— Durchlässigkeit I, 99.
— Gasdurchtritt I, 165.
Korkbildung beim Abwerfen von Blättern etc. II, 277.
— nach Verwundungen II, 157.
Korkwandungen, Elasticität und Cohäsion II, 60.
Körnerplasma I, 41.
Kraftwechsel und Stoffwechsel, Definition und Verkettung beider I, 2; II, 3.
Kreatin, Stickstoffnahrung I, 397.
Kreislauf der Stoffe I, 279.
Kriechbewegungen II, 697, 707.
Krümmungen, Einfluss auf die Production von Sprossen und Wurzeln II, 154.
— Erweckung von Gegenreactionen durch dieselben II, 596.
— in Folge der Gewebespannung II, 68.
— passive und active II, 658.
— als Ursache von Wandverdickungen II, 669.
Krümmungsbewegungen, autonome I, 379.
— Beeinflussung durch äussere Factoren II, 531.
— Dunkelstarre II, 532.
— Dimensionsänderungen in den antagonistischen Flanken II, 371, 533, 650.
— Energie und Arbeitsleistung II, 378, 521, 657.
— hygroskopische II, 543.
— Mechanik II, 370, 513, 521, 650.
— durch mechanische Reizungen II, 433.
— durch Nutation und Variation II, 370, 513, 521, 650.
— photo-, thermo- und hydronastische II, 476.
— Sistirung einzelner durch Chloroform und andere Aussenfactoren II, 530.
— tropistische II, 650.
— Verknüpfung mit den Locomotionen II, 697.
— Verlauf und Schnelligkeit der tropistischen II, 653.
— Wachsthumsverhältnisse und Zellmechanik II, 370, 513, 662.
Krümmungsbewegungen der Zellen und der Gewebe II, 373.
Krystalle, Senkung in der Zelle II, 789.
Krystallisationsenergie (Ausscheidungsenergie) II, 878.
Krystalloide I, 68, 458.
— osmotische Leistung I, 128.
— Wachsthum II, 28.
Kupfer, Reizwirkungen I, 408; II, 128.
— Vorkommen I, 432.
Kupfersalze, Giftigkeit II, 334, 352.
— Resistenz von Penicillium II, 342.
Kurztriebe II, 168.
Kyanophilie I, 57.

L.

Labferment I, 363, 512.
Labile Gleichgewichtslage radiärer und dorsiventraler Organe I, 508, 630.
— Induction von Dorsiventralität II, 167, 508.
Lackmus, Reduction durch die Stoffwechselthätigkeit I, 558.
Lactase I, 509.
Lagern des Getreides I, 431; II, 101.
Lakkase I, 553.
Landpflanzen, Wachsen unter Wasser II, 141.
Landwurzeln II, 132.
Längenperiode der Internodien II, 8.
Längenwachsthum vgl. Wachsthum.
Längsspannung II, 68.
Langtriebe II, 168.
— correlative Entwickelung II, 197.
Lastkrümmung II, 391, 551, 655, 658, 685.
Latenzzeit bei Reizungen II, 363, 620.
Lateralgeotropismus II, 405.
Lathraea, Erregung der Keimung durch chemische Reize I, 351.
Laubfall, Auswandern der Aschenbestandtheile I, 597.
— Ursachen und Mechanik II, 276.
Laubmoose, Dorsiventralität II, 187.
— Geotropismus II, 566.
Lävulin I, 474.
Lävulose, Assimilationsproduct I, 302.
— Reservestoff I, 608.
— Vorkommen und Verarbeitung I, 472.
Lebendige Substanz, Continuität I, 30; II, 5.
Lebensdauer, Abhängigkeit von den Aussenbedingungen II, 247, 279, 282.
— ausgetrockneter Pflanzen II, 323.
— Begrenztheit I, 33; II, 283.

Lebensdauer, bei der intramolecularen Athmung I, 544.
Lebenskraft I, 5.
Lebermoose, Entstehung der Dorsiventralität II, 182.
— Geotropismus II, 566.
Lecithin I, 53, 417, 422, 478.
Legumin I, 55.
Leguminosen, Assimilation des freien Stickstoffs I, 387.
— Wurzelknöllchen I, 357.
Leistungen der Pflanze II, 877.
— — — im Vergleich zum Thiere II, 877.
— Energiemittel bei denselben II, 875.
— Wärmewerth derselben II, 887.
Leistungsformen II, 877.
Leitbahnen, Verstärkung durch die Wasserbewegungen II, 141.
Leitbündel vgl. Gefässbündel.
Lenticellen, Gasaustausch I, 180.
Leuchtbacterien, Reagens auf Sauerstoff I, 293.
Leuchten, siehe Lichtproduction.
Leuchtende Stoffe II, 859.
Leuchtendes Fleisch II, 851.
— Holz II, 851.
Leucin als Reservestoff I, 608.
— Stoffwechselproduct I, 454, 540.
— Stickstoffnahrung I, 397.
Leucoplasten I, 293.
— Fehlen der Phototaxis II, 786.
Lianen, Eintheilung II, 398.
Licht, Aenderung der Blattorientirung mit der Intensität II, 695.
— Bedeutung für Chlorophyllbildung I, 317.
— — des Sauerstoffs bei der schädlichen Wirkung intensiven Lichts II, 319.
— directe und indirecte Wirkungen auf Wachsen und Gestalten II, 119.
— formative Wirkungen II, 98, 248.
— formativer Einfluss auf Blüthen II, 104.
— — Erfolg bei Abkühlung während der Lichtentziehung II, 115.
— Gedeihen in constanter Beleuchtung II, 112.
— Hemmung und Tödtung durch intensives Licht I, 318; II, 107.
— Induction von Dorsiventralität und Verticibasalität II, 181, 190.
— locales Etiolement II, 101.
Licht, morphogene Erfolge durch einseitige Beleuchtung II, 107.
— orientirende Wirkung auf Chlorophyllkörper II, 779.
— photonastische Wirkungen II, 476.
— phototonische Wirkungen II, 97, 114, 532.
— Säurezersetzung I, 310.
— transitorische Reizwirkungen II, 109.
— tropistische Reizungen und Orientirungen II, 553, 572, 771.
— tropistische Reizwirkung des polarisirten II, 579.
— Wachsthum und Trockengewicht bei differenter Beleuchtung II, 111.
— Wirkung auf die Plasmaströmungen II, 770.
— Zerstörung des Chlorophylls I, 318.
Lichtabfall oder Lichtrichtung als Ursache der heliotropischen Reizung? II, 646.
Lichtabsorption in Geweben I, 329.
— und Kohlensäureassimilation I, 331.
— im Wasser I, 337.
Lichtabstufung mittelst Tuscheprismen II, 647.
Lichtconcentration bei Schistostega I, 345; II, 853.
Lichteinfluss auf Algen und Moose II, 103.
— — Anlage und Austreiben von Knospen etc. II, 104, 106.
— — Athmung I, 573.
— — autonome Bewegungen II, 395.
— Bedeutung der mitwirkenden anderen Factoren II, 115.
— auf Bildung von Ausläufern II, 102.
— — Blattorientirungen II, 688.
— — Blüthen I, 246.
— — elektrische Spannungsverhältnisse II, 871.
— — embryonale und postembryonale Ausgestaltung und Thätigkeit II, 105.
— — Farbstoffbildung I, 497.
— — die geotropische Stimmung II, 512, 564, 677.
— — Keimung von Sporen und Samen II, 105.
— — locomotorische Bewegungen und Plasmaströmungen II, 767.
— — die Nectarsecretion I, 267.
— — Oeffnungs- und Schleuder-Bewegungen II, 545.
— ökologisches Optimum I, 344; II, 109.

Lichteinfluss auf Pilze II, 102.
— — Regeneration von Amiden I, 461.
— — Spaltöffnungsweite I, 175.
— — Synthese der Proteinstoffe I, 402.
— — Transpiration I, 229.
— — die tropistischen Stimmungen II, 512, 564, 614, 677, 773.
— — den Turgor II, 116.
— — Wachsen und Gestalten II, 96, 108, 113.
— — das Wachsthum negativ heliotropischer Organe II, 110.
— — Zelltheilung II, 112.
Lichteinheiten II, 574.
Lichtgenuss der Blätter I, 343.
— Einrichtungen für diesen II, 109.
Lichtgrenzen II, 107.
Lichtintensität, Aenderung der heliotropischen und phototactischen Wirkung mit derselben II, 572, 772.
— und Blattorientirung II, 695.
— und Kohlensäureassimilation I, 323.
Lichtmangel, Bedeutung für Abstossung von Pflanzentheilen II, 278.
— Dunkelstarre II, 532.
— Etiolement II, 98.
— Gedeihen ohne Beleuchtung II, 97.
Lichtproduction II, 851.
— Abhängigkeit von Nahrung und chemischen Einflüssen II, 857.
— — — dem Entwickelungsstadium und den Aussenbedingungen II, 854.
— Ausfall bei nichtleuchtenden Rassen II, 855.
— Beeinflussung durch die Partiärpressung des Sauerstoffs II, 858.
— — — Uebergangsreizungen II, 855.
— durch Chemiluminescenz II, 854.
— continuirliche und intermittirende II, 855.
— Energiequelle und Oeconomie II, 860.
— gewisse Fortdauer in supramaximalen und inframinimalen Bedingungen II, 855.
— intracellulare und extracellulare II, 859.
— bei Noctiluca II, 855, 859.
— Nothwendigkeit des Sauerstoffs II, 858.
— als physiologisches Reagens I, 293; II, 856.
— Sistirung bei Fortdauer des Gedeihens II, 855.
— Temperaturoptimum etc. II, 854.
— Ursachen II, 854, 859.
Lichtproduction, Verschiebung des Temperaturmaximums durch Accommodation II, 856.
— Zusammensetzung des Lichts II, 860.
— Zweck II, 854.
Lichtstimmung, Aenderung der phototactischen II, 773.
— Modification durch Aether und Kohlensäure II 769.
Lichtwechsel für Gedeihen nothwendig? II, 112.
— jährliche Periodicität durch denselben II, 264.
— phobische Reactionen bei locomotorischen Organismen II, 770.
— photonastische Bewegungen durch denselben II, 482.
— transitorische Wachsthumsbeschleunigung bei photonastischen Bewegungen II, 478.
— ungleiche Reizwirkung bei Erhellung und Verdunklung II, 753.
— Wachsthums- und Productionsperiodicitäten durch den täglichen Beleuchtungswechsel II, 111, 225.
Lichtwirkung bei der Kohlensäureassimilation I, 339.
— der Spectralbezirke vgl. Spectralfarben.
Lipochrome I, 496.
Lithium, Entbehrlichkeit I, 405, 423.
— Markirung der Schnelligkeit der Wasserbewegung durch dasselbe I, 201.
Locomotorische Bewegungen II, 696.
— — Bedeutung chemischer Agentien II, 793.
— — begrenzte Fortdauer in supramaximalen und inframinimalen Bedingungen II, 751.
— — Beeinflussung durch die Aussenbedingungen II, 748.
— — — — — Temperatur II, 764.
— — Bindeglieder mit den Krümmungsbewegungen II, 697.
— — Erweckung durch den Lichtwechsel II, 769.
— — Hemmung durch Anaesthetica II, 797.
— — Lichteinfluss II, 767.
— — mechanische Einflüsse II, 816.
— — Reizwirkung von Giften II, 752.
— — — eines plötzlichen Temperaturwechsels II, 765.

Locomotorische Bewegungen, Schreckbewegungen durch Lichtwechsel II, 770.
— — Sistirung ohne Aufhebung des Wachsthums und umgekehrt II, 750.
— — transitorische Fortdauer bei supramaximaler und inframinimaler Temperatur II, 764.
— — tropistische Reactionen II, 753.
— — Uebergangsreizungen II, 752.
— Organismen, Topotaxis, Phobotaxis und Argotaxis II, 755.
Longitudinaler Tropismus II, 548.
Lophin II, 860.
Lösungen, feste I, 60.
Lösungsconcentration und Wachsthum II, 137.
Luciferase und Luciferin II, 859.
Luftbewegung, Einfluss auf Transpiration I, 230.
Luftcontact, formative Reizwirkung II, 221.
Luftdruck, Einfluss auf die Athmung I, 548.
— — auf Wachsthum II, 131.
Luftorgane, Aufnahmethätigkeit I, 140.
Lufttrockene Pflanzen, Resistenz II, 321.
— — Wassergehalt II, 323.
Luftwasserkette in Tracheen I, 205.
Luftwurzeln, Function I, 141.
— Heliotropismus II, 575.
Luxusconsumption I, 405.

M.

Magnesit, Corrosion durch Wurzeln I, 154.
Magnesium, Nothwendigkeit I, 404, 425.
— physiologische Differenz vom Calcium I, 426.
— Speicherung und Auswandern I, 597.
Magnesiumoxalat I, 486.
Magnetismus, Einfluss auf Pflanzen II, 123.
— — — Plasmaströmungen II, 729.
Maleinsäure, chemotactische Wirkung auf Farnspermatozoiden II, 801.
Maltose I, 472, 508.
Mangan als Reizmittel I, 373, 408.
— Vorkommen und Bedeutung I, 432.
Mangansalze, Giftwirkung II, 335.
Mannit, Assimilationsproduct I, 302.
— Reservestoff und Wanderstoff I, 588, 608.
— Vorkommen und Verarbeitung I, 475.
Marchantiaceen, aitiogene Induction der stabilen Dorsiventralität II, 181.
— Reproductionsfähigkeit II, 205.
Marchantiaceen, Ursachen der Orientirung II, 679.
Mark, Entspannung der Zellhaut II, 35.
— geotropisches Verhalten nach der Isolation II, 665.
— Gewebespannung II, 67.
— Reservestoffe I, 618.
— Stoffwanderung in demselben I, 585.
— Zerreissung II, 39.
Markirung für Wachsthumsmessungen II, 24.
Markstrahlen, Bedeutung bei der Stoffwanderung I, 618.
— geometrische Anordnung derselben II, 54.
Marmor, Corrosionen durch Wurzeln I, 153.
Marsilia, Parthenogenesis II, 177.
Martynia, Reizbarkeit und Reizleitung bei den Narben II, 458, 470.
Masdevallia, Reizleitung im Labellum II, 435, 470.
Massenproduction bei höheren und niederen Pflanzen II, 8, 18.
Massenwirkung, Bedeutung bei physiologischen Vorgängen I, 107, 489, 519; II, 107.
Maximum bei Functionen II, 78.
Mechanik des Wachsens II, 26.
Mechanische Aussenleistungen durch Wachsthum und Bewegungen II, 144, 657, 876.
— Beeinflussung der autonomen Bewegungen II, 396.
— — — locomotorischen und Plasmabewegungen II, 816.
— — des Wachsens und Gestaltens II, 144.
— Hemmung des Wachsens, Einfluss auf Zelltheilung und Zellengrösse II, 43.
— Inanspruchnahme der Pflanze II, 55.
— Leistungen, Energiemittel für dieselben II, 876.
— — Wärmewerth derselben II, 887.
— Reize, Bewegungen infolge derselben II, 433, 439, 445, 791.
— — Fortleitung dieser II, 469.
— Reizungen, Abstumpfung der Reizbarkeit und Accommodationen II, 444.
— Theorie der Blattstellung II, 173.
— Zellen und Gewebe II, 57.
Mechanomorphosen, Definition II, 154.
Mechanonastische Reizbewegungen II, 433.
Meeresalgen, Cultur derselben I, 414.
— Turgorhöhe I, 122.
— zulässige Concentration des Mediums I, 415.

Meerestiefe und Kohlensäureassimilation I, 337.
Meristeme, Cohäsionsverhältnisse II, 64.
— mit und ohne Totalbefähigung II, 175.
Metabiose I, 350.
Metamorphose, Begriff II, 171.
Metamorphosirende Reize II, 85.
Metaplasma I, 39.
Metatonische Reize II, 361.
Meteorische Blüthen II, 499.
Methanproduction I, 540.
Methylal, verwendbar zur Stärkebildung in den Chloroplasten I, 309.
Methylalkohol, Nährwerth I, 369.
Methylamin, Nährwerth I, 372.
Methylenblau, Excretion I, 107.
— Giftwirkung II, 341.
— Speicherung I, 82, 103, 605.
Methylmercaptanproduction I, 540.
Methylsulfid, Assimilation I, 423.
Methylviolett, Giftwirkung II, 345.
— Speicherung I, 80.
Micell I, 64.
Mikrochemie, Aufgabe derselben I, 445.
Mikrometrische Messung des Wachsens II, 24, 377.
Mikrosome I, 36.
Mikrospectralobjectiv II, 334.
Milchröhren I, 593.
Milchsaft, Enzyme I, 511.
— Zusammensetzung und Bedeutung I, 593.
Milchsäure, Nährwerth I, 372.
Milchsäurebacterien I, 569.
Milchsäuregährung I, 540, 569.
Milchzellen I, 593.
— gleitendes Wachsthum derselben II, 51.
Milchzuckervergährung I, 565.
Mimosa pudica, Chemonastische Reizbarkeit der Blattgelenke II, 462.
— — Einfluss von Belastung auf die Gleichgewichtslage des Blattes II, 894.
— — elektrische Schwankungen bei der Reizbewegung II, 873.
— — Erschlaffung der Bewegungsgelenke bei der Reizbewegung II, 452.
— — Fortdauer der photischen Reizbarkeit bei Sistirung der seismischen Empfindlichkeit II, 444.
— — Mechanik und Energie der seismonastischen Reizbewegungen II, 450, 453.
Mimosa pudica, Periodische Wiederholung der Reizauslösung bei intermittirender Reizung II, 443.
— — Reizfortpflanzung II, 473.
— — Schlafbewegungen II, 482, 506.
— — seismonastische Reizbewegungen II, 433.
— — Sistirung der Reizbarkeit durch mechanische und elektrische Reizungen II, 443.
— — Steigerung der Aussenleistung durch die Inanspruchnahme II, 894.
— — Vertheilung der sensibeln und motorischen Zellen im Bewegungsgelenke II, 451.
— — Wärmeproduction bei der Reizbewegung des Gelenkes II, 454.
— — Zunahme der Biegungsfestigkeit beim Chloroformiren II, 453.
— — Zweck der seismonastischen Reizbewegungen II, 445.
Mimulus, chemonastische Reizbewegungen der Narben II, 435.
— Reizausbreitung bei den Narben II, 470.
Mineralbestandtheile, siehe Aschenbestandtheile.
Minimum für Functionen II, 78.
Mischculturen I, 571.
Missbildungen, Bedeutung für phylogenetische Schlüsse II, 172.
Mitelllamelle, Lösung derselben II, 50.
Mixotrophie I, 349.
Molecularbewegung II, 699.
Molecularstructur, Hypothesen I, 64.
— und physikalische Eigenschaften I, 71.
— — Quellung I, 61.
— Veränderung I, 71.
— Zerstörung durch Gefrieren II, 316.
Molybdän I, 432.
Mondlicht, heliotropische Wirkung II, 621.
— Kohlensäureassimilation I, 323.
Monoplast I, 51.
Moose, Austrocknungsfähigkeit II, 323, 328.
— Chemotaxis der Samenfäden II, 801.
— Colonisationsarbeit I, 157.
— Geotropismus II, 679.
— Heliotropismus II, 679.
— Incrustation I, 115.
— Orientirungsbewegungen II, 694.
— Reproductionsfähigkeit II, 205.
— Ursachen der Dorsiventralität II, 187.
— Wasseraufnahme I, 140.

Moose, Wasserleitung in denselben I, 197.
Moossporen, Reizwirkung des Lichts und chemischer Agentien beim Keimen II, 105, 114, 130.
Morphästhesie II, 596.
Morphium, Giftigkeit II, 333.
— ungeeignete Stickstoffnahrung I, 399.
Morphogene Reize (vgl. Formative Wirkungen etc.) II, 85.
Morphologische Periode der Differencirung II, 7.
Mosaikarbeit II, 180.
Mucin I, 475.
Mucor, Bildungsbedingungen der Hefeform II, 135.
Mucorineen, Wassersecretion I, 256.
Mutation II, 236.
Mutualistische Beeinflussung durch die Stoffwechselproducte I, 515.
Mycocecidien II, 210.
Myelinformen I, 91.
Mykorrhiza I, 354, 357.
— formative Verhältnisse II, 210.
Myronsaures Kalium I, 495.
Myrosin I, 495.
Myxomyceten, Bildungsursachen der Fruchtkörper und der Dauerzustände II, 134, 140.
— Enzymproduction I, 363.
Myxomycetenplasmodien, amöboide Bewegungen u. Plasmaströmung II, 713, 723.
— Beeinflussung der Bewegungsthätigkeit durch Licht II, 770.
— chemische Zusammensetzung I, 57.
— Chemotaxis und Osmotaxis II, 805, 808.
— Cohäsion II, 717.
— Cytotaxis II, 828.
— Deformation durch elektrische Schläge II, 820.
— Einfluss von Temperatur, Licht, Sauerstoff etc. auf Bewegung und Gestaltung II, 766, 770, 795.
— Geotaxis? II, 792.
— intraplasmatische Verdauung I, 363.
— mechanische Beeinflussung der Bewegungen II, 817.
— Nichtverschmelzen der fremdartigen II, 746.
— Phototaxis II, 777.
— pulsirende Vacuolen II, 730.
— Resistenz gegen Kälte II, 305.
— Rheotaxis und Hydrotaxis II, 815.
Myxomycetenplasmodium, Schädigung durch osmotische Einflüsse II, 330.
— Schreckbewegungen durch den Lichtwechsel II, 770.
— Stoffaufnahme I, 94.
— Thermotaxis II, 767.
— Ursache und Mechanik der tropistischen Bewegungen II, 761.
— Verhalten nach Einbetten in Gelatine II, 46.

N.

Nachreifen der Samen I, 616.
Nachwirkung der abgekürzten Entwickelungsperiode II, 267.
— — Accommodation an Temperatur, Gifte etc. II, 245.
— — autonyctinastischen Tagesbewegungen bei Eliminirung der Schwerkraft II, 510.
— — modificirten Entwickelungsperiode II, 267.
— — täglichen Periodicität der Zuwachsbewegung II, 256.
— von realisirten und mechanisch verhinderten Bewegungen II, 245, 508.
— rhythmischer geotropischer und heliotropischer Reizbewegungen II, 490.
— der Tagesperiode sind nicht erblich II, 479, 488, 491.
— tropistischer Reizungen II, 508, 623.
Nachwirkungsmechanik der täglichen Nutations- und Variationsbewegungen II, 518, 522.
Nadelhölzer, Ersatz des Haupttriebes nach der Decapitation II, 612.
— Induction der Dorsiventralität II, 182.
Nährboden, Beeinflussung des Wurzelsystems I, 136.
— Einfluss auf die Aschenzusammensetzung I, 111.
Nährlösungen, anorganische I, 413.
— Einfluss der Concentration I, 415.
— — — sauren und alkalischen Reaction I, 408.
— — auf Transpiration I, 231.
— für Pilze und Bacterien I, 375, 413.
Nährmedium, Aenderungen durch die Eigenthätigkeit und wechselseitige Beeinflussung I, 575.
Nährstoffe, Auswahl derselben I, 102, 376.

Nährstoffe, beschleunigende und hemmende Reizwirkungen durch dieselben I, 513; II, 128.
— organische und anorganische I, 284, 349, 395, 403, 479, 535.
— verschiedenartige Verwendung I, 451.
— Vertretbarkeit der anorganischen I, 404, 421, 422.
— — der organischen I, 370, 442, 531, 607.
— Wanderung I, 583.
Nahrung, Allgemeines I, 268.
— Herkunft derselben I, 268.
— Nothwendigkeit der Kohlenstoffverbindungen I, 277.
— Verbrauch bei der Athmung I, 527.
Nahrungsaufnahme, Bedeutung von lösenden Secreten I, 355.
Nahrungsgewinn der locomotorischen Organismen, Bedeutung von anlockenden Reizen I, 356.
Nahrungsmangel, Einfluss auf Wachsen und Gestalten II, 133.
— als Reiz für Bildung von Fortpflanzungsorganen II, 134.
Nahrungsverbrauch als correlatives Reizmittel II, 202.
Nährwerth der Kohlenstoffverbindungen I, 367.
— — Stickstoffverbindungen I, 395.
Narben, autonome Bewegungen II, 386.
— chemonastische Bewegungen II, 465.
— Reizfortpflanzung II, 470.
— seismonastische Reizbewegungen II, 435, 458.
Nastien, Definition II, 83, 356.
Natrium, Entbehrlichkeit I, 404, 424, 429.
— kein Ersatz für Kalium I, 404.
Natriumchlorid für Meerespflanzen nothwendig? I, 408, 434.
Nebenblätter, correlative Vergrösserung II, 197.
— grosse Periode II, 12.
Nebenproducte im Stoffwechsel I, 440.
Nectarien I, 263.
— Mechanik der Secretion I, 264.
— Wiederaufnahme des Zuckers I, 265.
— Zuckergehalt des Secrets I, 263.
Nectarsaft, Zusammensetzung I, 266.
Nectarsecretion, Beeinflussung durch Assimilation, Licht, Temperatur, Turgescenz I, 267.
Negative Tropismen II, 548.
Nepenthes, Einfluss chemischer Reize auf die secretorische Thätigkeit II, 465.
— Insectenverdauung I, 365.
— Wassersecretion in den Kannen I, 256.
Neubildungen, gesetzmässige Entstehung II, 173.
— nach Verletzung und Entfernung von Organen II, 205.
Neubildungsreize II, 85.
Neutrale Anlagen II, 171.
Nichtcelluläre Pflanzen I, 51.
Nickel, Vorkommen I, 432.
Niederblätter, formativer Lichteinfluss II, 102.
Niederschlagsmembranen I, 90.
Nitrat, Production durch Athmung I, 531.
— Speicherung I, 83, 397.
— Stickstoffnahrung I, 395.
Nitrat- und Nitritbacterien, chemosynthetische Assimilation der Kohlensäure durch dieselben I, 346.
Nitrification im Boden I, 397.
Nitrile als Stickstoffnahrung I, 398.
Nitrit, Entstehung durch Reduction I, 558.
— Oxydation durch Nitratbacterien I, 347.
— Production durch Athmung I, 531.
— Stickstoffnahrung I, 399.
Nitrobacterien, Athmung I, 531.
— Wachsthumshemmung durch Zucker etc. II, 128.
Nitrobenzoesäure, keine Stickstoffnahrung I, 399.
Nodien und Internodien, Differencirung II, 11.
Nonosen, Vergährung I, 565.
Normalkerzen II, 574.
Nostoc, Symbiose mit Gunnera I, 357.
Nothreife II, 140.
Nucleine I, 55, 457.
Nucleoalbumine I, 55.
Nucleolus, mechanisches Herausschleudern aus dem Zellkern II, 791.
Nucleoplasma I, 36.
Nucleoproteine als Reservestoffe I, 457.
Nutationsbewegungen, autonome II, 380.
— Definition II, 353, 476.
— Messungsmethoden II, 377.
— photo-, thermo-, chemo-, hydronastische II, 433 ff.
— revolutive II, 382.
— tropistische II, 650.
— unterbrochene und undulirende II, 386.

Nutationsbewegungen durch Veränderung der Turgorenergie II, 374.
— mit und ohne Wachsthumsbeschleunigung II, 373.
— Wachsthumsmechanik II, 372, 374, 513, 528.
— vgl. auch autonome, aitionastische, tropistische Krümmungsbewegungen.
Nutzeffect, mechanischer II, 888.
— Veränderlichkeit bei Arbeitsleistungen II, 888.
Nyctinastische Bewegungen vgl. photo- und thermonastische Bewegungen.

O.

Oberflächenenergie II, 878.
— Beziehungen zum Gesammtgetriebe II, 883.
— externe und interne II, 720, 883.
— Leistungen sind nicht durch die Verbrennungswärme eines Stoffes bemessbar II, 883.
— und Quellung I, 62.
— regulatorische Benutzung zu Arbeitsleistungen II, 883.
— beim Wachsthum II, 29.
Oberflächenspannung II, 878.
— auslösende und mechanische Bedeutung bei der Ausgestaltung II, 221.
— autogene (locale oder allgemeine) Veränderung II, 222.
— Bedeutung für Gestaltungen und Bewegungen im Protoplasma II, 715, 739.
Oberirdische Organe, Stoffaufnahme I, 149.
Objecttische, heizbare II, 95.
Oeconomischer Coefficient I, 374, 527; II, 889.
Oeffnungs- und Schleuderbewegungen II, 537.
— — — Beeinflussung durch die Aussenbedingungen II, 544.
Oeffnungsmechanik der Spaltöffnungen I, 174.
Oekologie, Definition I, 8.
Oekologische Arten II, 239.
Oekologisches Optimum II, 79, 109.
Oelbildner I, 478.
Oele, ätherische I, 501.
— Nährwerth und Verarbeitung I, 372, 466, 534.
— und Oelsäuren, Aufnahme I, 85.
— Production durch Kohlensäureassimilation I, 302.
Oele, Reservestoffe I, 608.
— Stoffwanderung I, 606.
— Umlagerung durch Centrifugalkraft II, 790.
— Verathmung I, 534.
— siehe auch Fette.
Oelfermente I, 511.
Oligodynamik I, 104.
Oelkörper der Lebermoose I, 468.
— — — specifisches Gewicht derselben II, 791.
Oelsäure I, 478.
Oeltropfen, Aufnahme in Plasmodien I, 95.
— Bewegungen durch Aenderung der Oberflächenspannung II, 715.
Ontogenese, Ausschaltung der Fortpflanzungsorgane und einzelner Phasen II, 250.
— autogene und aitiogene Factoren II, 4, 161, 221.
— Bestimmung durch Structur und Eigenschaften des Protoplasten II, 153—233.
— die dirigirenden Factoren II, 221.
— Gewebedifferencirung II, 223.
— normales Absterben von Theilen II, 283.
— regulatorische Bedeutung der Volum- und Massenzunahme II, 222.
— Schaffung neuer Bedingungen mit der Zelltheilung und Gewebebildung II, 223.
— selbstregulatorische Lenkung II, 159, 222.
— selbstthätige Veränderung und Nutzbarmachung der inneren und äusseren Factoren II, 221.
— ist von den specifischen Eigenschaften und den Aussenverhältnissen abhängig II, 161.
— Theoretisches II, 232.
Optimum der Functionen II, 78.
— ökologisches II, 79.
Optimumcurve II, 627.
Organanlagen, Determinirung derselben II, 163.
Organbildende Keimbezirke II, 180.
Organe, Bau und Function I, 31.
Organeiweiss I, 457.
Organisation, Definition I, 59.
Organisatorisches Wachsthum II, 28.
Organische Nahrung I, 268, 349, 436.
— — Aenderung des Nährwerths mit den Aussenbedingungen I, 373.
— — Aufnahme I, 349, 353.

Organische Nahrung, chemosynthetische Production I, 346.
— — Election I, 376.
— — Mittel zur Gewinnung I, 355.
— — Nährlösungen I, 375.
— — photosynthetische Production I, 285.
— Säuren, Bedeutung für den Turgor I, 123.
— — als Nährmaterial I, 367, 539.
— — Producte der Athmung I, 531.
— — regulatorische Production I, 487.
— — als Reservestoffe I, 486, 608.
— — Secretion I, 112, 366.
— — unbrauchbar zur Stärkebildung in den Chloroplasten I, 369.
— — Verhalten in Früchten I, 616.
— — Vorkommen und Bedeutung I, 485, 531, 540, 616.
— — Zersetzung durch Licht I, 309.
— Stickstoffnahrung I, 378.
Orientirung der Haupt- und Seitensprosse II, 683.
Orientirungsbewegungen II, 547, 654, 673.
— autogene II, 596.
Orientirungsreize II, 83.
Orientirungstorsionen der Blätter II, 689.
Orobanche, Erregung der Samenkeimung durch chemische Reizung I, 351.
Orthotrope Organe II, 549.
Orthotropismus II, 548.
Ortsbewegungen II, 696.
— mit Cilien II, 699.
— passive II, 698.
— im Protoplasma, siehe Protoplasmabewegungen.
— ohne Cilien, siehe Gleitbewegungen und amöboide Bewegungen.
Oscillarieen, Assimilationscurve im Spectrum I, 327.
— Bewegungen II, 710.
— Beeinflussung der Bewegungen durch mechanische Eingriffe II, 816.
— Einfluss der Lichtentziehung auf die Bewegungsthätigkeit II, 768.
— Phototaxis II, 776.
— Temperatureinfluss auf die Bewegungen II, 765.
— Temperaturwerthe für Gedeihen II, 88.
Oscillationen, aitionastische mit und ohne bleibende Verschiebung der Gleichgewichtslage II, 477.
— autonome II, 380.
— der Zuwachsbewegung II, 20.
Osmotactische Sensibilität, Veränderung durch Accommodation und Aussenbedingungen II, 813.
Osmotaxis II, 798.
— der Bacterien II, 803.
— Natur des Reizanstosses II, 814.
— positive II, 808.
— topische und phobische II, 799.
— Ursachen dass isosmotische Lösungen nicht gleich stark wirken II, 810.
— siehe auch Osmotropismus und Chemotaxis.
Osmotische Beeinflussung der pulsirenden Vacuolen II, 736.
— Druckhöhe, Bestimmung durch Plasmolyse I, 119, 127; II, 377.
— — physiologische Ermittelung derselben I, 126.
— — Tabelle I, 128.
— Einflüsse auf locomotorische und Plasmabewegungen II, 814.
— — ungleicher Erfolg bei Zunahme und Abnahme der Concentration II, 753.
— Energie II, 877.
— — Arbeitsleistungen durch dieselbe II, 880, 891.
— — Herkunft und Verhältniss zum Stoffwechsel und zur chemischen Energie II, 881.
— — regulatorische Gewinnung und Verwendung II, 881.
— — Umsatz in potentielle Energie II, 880.
— — Umwandlung von Wärme in Arbeit durch dieselbe II, 882.
— — Verhältniss zum Gesammtgetriebe II, 881.
— Leistungen beim Wachsen II, 29, 137, 145.
— Wirkung, Resistenz gegen dieselbe II, 329.
— Wasserausscheidung I, 251.
Osmotische Vorgänge vgl. auch Diosmose und Turgor.
Osmotischer Druck I, 116.
— — Accommodation bei Concentrationswechsel I, 122.
— — Beziehungen zu Gefrierpunkt, Dampfspannung, elektrischer Leitfähigkeit und Moleculargewicht I, 126.
— — Einfluss der Temperatur I, 120; II, 75.
— — durch Gemische I, 124.

Osmotischer Druck, Natur der wirkenden Stoffe I, 122.
— — Physikalisches und Theoretisches I, 126.
— — Schwankungen und Regulationen I, 121, 520; II, 32, 145, 329, 376, 449.
— — Unabhängigkeit von der Hautqualität und Filtrationsschnelligkeit I, 120, 125.
— — Zunahme mit der Concentration I, 129.
Osmotisches System der Zelle I, 78.
Osmotropismus II, 581.
— Charakteristik des Reizanstosses II, 592.
— und Chemotropismus, Zusammenwirken II, 581.
— Reizbedingungen und Perceptionsprocess II, 648.
— siehe auch Osmotaxis und Chemotropismus.
Osteolith, Corrosion durch Wurzeln I, 154.
Otolithentheorie II, 642.
Ovula, Zufuhr der Nährstoffe I, 616.
Oxalis, seismonastische Reizbewegungen der Blätter II, 453.
Oxalsäure als Athmungsproduct I, 532.
— Bildung und Bedeutung I, 489.
— Nährwerth I, 368.
— Production I, 540.
— Secretion I, 155.
— Verathmung I, 377.
— Zersetzung durch Licht I, 309.
Oxydasen I, 503, 553.
Oxydation, extracellulare I, 553.
— postmortale I, 553.
Oxydationsgährungen I, 522.
Oxygenotaxis und Oxygenotropismus II, 582, 803.
Oxymethylen I, 309.
Oxymethylensulfonsäure, Stärkebildung aus derselben in den Chloroplasten I, 309.
Oxytropismus II, 582.
Ozon, Giftigkeit I, 554; II, 320.

P.

Pallisadenzellen, Beeinflussung der Ausbildung durch die Beleuchtung II, 100.
— Chlorophyllgehalt I, 345.
— Formänderung der Chlorophyllkörner in denselben II, 784.
Palmitinsäure I, 478.
Panachirung, Uebertragung auf die Unterlage durch Transplantation II, 214.
Pandorineen, Bewegungen II, 700, 771.
Pangene I, 41; II, 233.
Papain I, 511.
Papayotin I, 511.
Pappus, Bewegungen II, 542.
Parabansäure, Nährwerth I, 372.
Paraheliotropismus II, 488.
Parallelotropismus II, 548.
— dorsiventraler Organe II, 551.
— infolge der Vereinigung plagiotroper Organe II, 557, 561.
Paramylon I, 302.
Paranastie II, 83, 356.
Paraplasma I, 39.
Parasiten I, 274.
— Eindringen I, 360.
— Gewebeanschluss an den Wirth I, 198, 355.
— Haustorienbildung II, 151, 418.
— Mittel zur Erreichung der Nahrung I, 355.
— morphogene Erfolge durch dieselben II, 210.
— Richtwirkung des lebenden Substrats II, 595.
— Secretion von Enzymen I, 361.
Parasitische Ernährung I, 350.
Parasitismus der Rhinanthaceen etc. I, 352.
Paratonische Wirkungen II, 86, 356.
Paratropismus II, 549.
Parthenogenesis, normale und künstliche II, 177.
Partialfunctionen und Aussenbedingungen II, 77.
— Beeinflussung durch Gifte etc. II, 340, 534, 797.
— Nothwendigkeit des harmonischen Zusammenwirkens II, 282.
— ungleiche Beeinflussung derselben I, 513, 580; II, 78, 530, 610, 769, 797.
— — durch Sauerstoff I, 580; II, 533, 610.
— — Temperaturansprüche derselben II, 92, 610.
Partialzuwachse II, 10.
Passive Locomotionen II, 698.
Pectase I, 477.
Pectinstoffe, Reservestoffe I, 608.
— Vorkommen und Bedeutung I, 475.
— in der Zellhaut I, 480.
Pentane I, 479.

Pentosane und Pentosen, Vorkommen und Bedeutung I, 468, 476.
Pentosen, Product der Kohlensäureassimilation? I, 302.
Pepton, chemotactische Reizwirkung auf Bacterien, Flagellaten etc. II, 803.
— chemotropische Reizwirkung II, 584.
— Diosmose I, 81, 89.
— hemmender Einfluss auf Nitrobacterien II, 128, 333.
— Nahrung für Anaerobien I, 539.
— Vorkommen I, 511.
Peptonalgen I, 352.
Peptonisirende Enzyme, Bildung und Secretion I, 362, 511.
Peptonorganismen I, 352, 368, 379, 398.
Perception I, 13; II, 359.
— und Action, einseitige Sistirungen II, 610.
— — — räumliche Trennung bei tropistischen Reizen II, 599.
Perceptionsprocesse, tropistische II, 636.
Periclinen II, 54.
Peridineen, Ortsbewegung II, 700.
— Lichtproduction II, 851.
Periode, grosse, des Dickenwachsthums II, 15.
— — der Entwickelung II, 8.
— — secundäre Maxima und Minima II, 12.
Periodicität des Blutens I, 247.
— der Gewebespannung II, 74.
— jährliche II, 259.
— tägliche II, 252, 488.
— der Wärmebildung II, 837, 843.
Periodische Bewegungen, autonome II, 380.
— — Entstehungsursachen II, 389.
Peristom, Bewegungen desselben II, 542.
Pettenkofer'sche Röhren I, 528.
Pflanze und Thier, Mangel einer scharfen Grenze I, 275; II, 354.
Pfropfen II, 214.
— Ausbreitung der Fleckenkrankheit II, 215.
Pfropfhybriden II, 216.
Phänologie II, 269.
Phäoplasten I, 295.
Phenol, Nährwerth I, 372.
Phenole, Giftwirkung II, 349.
— Vorkommen und Bedeutung I, 492.
Phenylalanin, Stoffwechselproduct I, 454.
Phloem, Bedeutung bei der Stoffwanderung I, 585, 591.
— — für die Wasserleitung I, 195.
Phloem, Jahresperiode der Zuwachsbewegung II, 15.
Phloridzin, Nährwerth für Pilze I, 492.
Phloroglucin, Speicherung durch dasselbe I, 82.
— Vorkommen und Bedeutung I, 58, 491.
Phobismus II, 755.
Phobochemotaxis und Phoboosmotaxis II, 799, 812.
Phobophototaxis II, 771.
Phobotaxis, Unterschied von Topotaxis und Argotaxis II, 755.
Phosphate, chemische Reizwirkung bei Carnivoren II, 463.
— als Chemotropica II, 584, 803.
— — Nahrung I, 422.
— Speicherung I, 84.
Phosphor, nicht vertretbar I, 422.
— in organischer Bindung I, 417, 422, 609.
— Speicherung und Auswandern I, 597.
— Verhältniss zum Stickstoff I, 423.
Phosphorescenz, siehe Lichtentwickelung.
Phosphorgehalt I, 422.
Phosphorige Säure I, 422.
Phosphorsäure, Nährstoff I, 422.
— in organischer Bindung I, 422, 609.
— Stoffwechselproduct I, 459.
Phosphorverbindungen, Abspaltung von Phosphorsäure I, 597.
Photographische Registrirung II, 26.
Photokinese II, 361, 751.
Photometrische Bewegungen, Definition II, 356.
— Blätter II, 686.
Photomorphose I, 21; II, 2, 82, 98.
Photonastie, Definition II, 83.
— Zusammenwirken mit Heliotropismus etc. II, 553, 679.
Photonastische Bewegungen in Folge autogener und labil inducirter Dorsiventralität II, 509.
— — formale Bedeutung von Licht und Temperatur II, 531.
— — in Folge geotropischer Induction II, 511.
— — und Gleichgewichtslagen II, 482, 680.
— — Mechanik der Nutations- und Variationsbewegungen II, 513, 521.
— — bei optimaler und supraoptimaler Lichtintensität II, 488.

Photonastische Bewegungen, Reactionszeit und Inductionszeit etc. II, 503.
— — bei umgekehrter Aufstellung und bei Eliminirung des Geotropismus II, 508.
— — mit und ohne bleibende Verschiebung der Gleichgewichtslage II, 477, 514.
— — Wachsthumsbeschleunigung bei denselben II, 515.
— — wirkt Erhellung gleich stark wie Verdunklung? II, 504, 517.
— — Zusammenwirken mit thermonastischen Actionen II, 482, 505.
— — siehe auch Tagesbewegungen.
— Nutations- und Variationsbewegungen II, 482.
— Variationskrümmungen, Energie derselben II, 524.
Photopathie II, 83, 649.
Photosynthese, Begriff I, 273.
Photosynthetische Kohlensäureassimilation I, 284.
— — Bedeutung in der Natur I, 275, 279.
Phototaxis, autogene und aitiogene Aenderung der Lichtstimmung II, 773.
— Beeinflussung durch chemische Agentien und Temperatur II, 773.
— der Chlorophyllkörper II, 779.
— Definition II, 753.
— wirkt Lichtrichtung oder Lichtabfall reizend? II, 774.
— Perceptionsort des Reizes II, 761, 775.
— topische und phobische II, 771.
— Umkehrung mit Steigerung der Lichtintensität II, 772.
— Wirkung der Spectralbezirke II, 778.
Phototonus II, 78, 97.
Phototropismus, siehe Heliotropismus II, 547.
Phragmoplast II, 45.
Phycoerythrin und seine Bedeutung bei der Assimilation I, 298, 333, 496.
Phycophäin I, 298.
Phylogenese, Bedeutung der Missbildungen II, 172.
Physiologie, Aufgaben I, 7.
Physiologisch-ökologische Periode der Differencirung II, 7.
Physiologische Curven II, 78.
— Leistungen, Begriff II, 877.
Pilze, Abhängigkeit der Rhythmik und des Generationswechsels von den Aussenbedingungen II, 249.
Pilze, Accommodation an concentrirte Lösungen I, 121.
— — — Gifte II, 337.
— Aerotropismus II, 585.
— Assimilation des freien Stickstoffs I, 385.
— Athmungsintensität I, 526.
— autonome Krümmungsbewegungen II, 380.
— Beeinflussung der formativen Thätigkeit durch chemische Einflüsse II, 134.
— Bildung von Dauerzuständen bei Wassermangel II, 140.
— — — Vereinigungsgewebe II, 52.
— carnivore I, 365.
— Chemotropismus II, 584.
— Entstehung von Haftorganen II, 151.
— Ernährung mit Proteinstoffen I, 463.
— Fehlen der Chromatophoren I, 295.
— formative Erfolge durch dieselben II, 210.
— formativer Lichteinfluss II, 102, 107.
— Galvanotropismus II, 593.
— Geotropismus II, 565.
— Gewebespannung II, 70.
— Giftproduction I, 500.
— grosse Periode II, 12.
— Heliotropismus II, 574, 575.
— Hemmung der Sporenbildung beim Leben unter Wasser etc. II, 140.
— Hydrotropismus II, 587.
— Lichteinfluss auf die Zuwachsschnelligkeit II, 110.
— Lichtproduction II, 853.
— Lösungswirkung durch Secrete I, 156.
— als Mykorrhiza I, 357.
— Nährmedien I, 375.
— Nährwerth verschiedener Kohlenstoffverbindungen, I 367.
— nothwendige Aschenbestandtheile I, 404.
— Nothwendigkeit des Eisens I, 420.
— auf Pepton angewiesene I, 352.
— Plasmaströmung II, 723.
— Production von Arsenwasserstoff I, 433.
— pulsirende Vacuolen II, 730.
— Regenerationsvorgänge II, 208.
— regulatorische Bildung von Enzymen I, 506.
— — Einflüsse durch die Veränderungen in der Zusammensetzung des Aussenmediums II, 134.
— Reservestoffe I, 620.
— Rheotropismus II, 589.
— Ruhezeiten II, 264.

Pilze, Schädigung durch Licht II, 318.
— Secretion von Enzymen I, 362.
— Stickstoffnahrung I, 397.
— Stoffwanderung in denselben I, 585.
— Substratrichtung II, 594.
— symbiotische Erfolge I, 357; II, 210.
— Tastreizbarkeit II, 459.
— Temperaturwerthe für Wachsen und Gedeihen II, 87.
— Thermotropismus II, 580.
— Ursachen der Bildung der Fortpflanzungsorgane II, 249.
— — des Eindringens I, 360; II, 585.
— Verhalten im farbigen Licht II, 117.
— Wachsthumsschnelligkeiten II, 19.
— Wachsthumsvertheilung II, 7, 11.
— Wärmebildung II, 839.
— Wassersecretion I, 257.
— Weber's Gesetz bei chemotropischen und heliotropischen Reizungen II, 626.
— wechselseitige Beeinflussungen durch den Stoffwechsel I, 515.
— Widerstandsfähigkeit gegen Kupfer und andere Gifte II, 334.
— — — Wärme und Kälte II, 289, 305.
— Züchtung von giftfesteren Rassen? II, 243.
— zulässige Concentration der Nährlösung I, 415.
Pilzfäden, rankenartig fassende II, 416.
Pilzhyphen, Perceptionsort der tropistischen Reize II, 603.
— und Pilzsporen, Austrocknungsfähigkeit II, 328.
Pilzsporen, Keimung in Folge chemischer Reize I, 351; II, 130.
Pinguicula, thigmonastische und chemonastische Bewegungen II, 461, 463.
— Insectenfang I, 365.
Pinselelektroden II, 868.
Pistill, autogene und aitiogene Krümmungen II, 391.
— Bewegungsthätigkeit II, 387.
— Geotropismus II, 564.
Plagiogeotropismus II, 564, 677.
Plagioheliotropismus II, 679, 687.
Plagiotrope Organe, Reizgrösse bei Ablenkung nach oben oder unten II, 633.
— — Orientirungsursachen II, 682.
— — Verhalten am Klinostaten II, 556.
— Zweige, Blattorientirung II, 693.
Plagiotropismus II, 548.
Plagiotropismus der Blätter II, 687.
— der Epheusprosse II, 681.
— von Marchantia und Farnprothallien II, 679.
— radiärer und dorsiventraler Organe II, 551, 683.
— Ursachen II, 554, 560, 638.
Plankton II, 699.
Plasma vgl. Protoplasma und Protoplast.
Plasmafibrillen, Bedeutung für die Reizleitung II, 228, 609.
Plasmahaut I, 77.
— Aenderung der Durchlässigkeit I, 87.
— auswählende Durchlässigkeit I, 87.
— Bedeutung bei der Reizperception II, 367.
— Diosmose I, 78.
— Durchtritt ungelöster Körper I, 88.
— Einfluss niedriger Temperatur auf die Permeabilität II, 75.
— Modus der Stoffaufnahme I, 88.
— Natur und Entstehung I, 91.
— Ursachen der differenten Permeabilität II, 342.
Plasmaverbindungen, Bedeutung I, 26, 50, 97, 602; II, 225, 609, 745.
— Neubildung bei Verwachsungen II, 219.
— Zerreissungen II, 220.
Plasmodesmen, siehe Plasmaverbindungen.
Plasmodien, siehe Myxomyceten.
Plasmolyse I, 118.
— Abrundung des Protoplasten II, 739.
— Ausgleich derselben II, 138.
— Beispiele für Unausführbarkeit II, 36, 138.
— Einfluss auf die Kohlensäureassimilation I, 322.
— Schädigung durch dieselbe II, 330.
— Verzögerung durch Cuticula etc. I, 99; II, 432.
Plasmolytische Verkürzungen I, 127; II, 65, 374, 448.
— Wirkungen, Einfluss auf Bluten I, 245.
Plasmolytischer Nachweis der Stoffaufnahme I, 84.
Plasmolytisches Gleichgewicht I, 118.
Plasmoptyse II, 138.
Plasomen I, 41.
Plasticität zartwandiger und wachsender Gewebe II, 64, 140.
Plastiden I, 36.
Plastine I, 56.

Plastische Stoffe I, 270, 439.
Plastisches Wachsen der Zellhaut II, 30.
Poikilotherme Organismen II, 829.
Polarisirtes Licht, heliotropische Wirkung desselben II, 579.
Polarität der Sprosse, Wurzeln etc. II, 188.
— Umkehrung bei Anlage der Spaltöffnungen II, 791.
— Ursachen derselben II, 187, 194.
Polioplasma I, 41.
Pollenkörner, Keimung in Folge chemischer Reizung II, 130.
— Reservestoffe I, 620.
— Resistenz gegen Wärme II, 294.
— Schädigung durch Kalksalze I, 428.
— Zerplatzen I, 117.
Pollenschlauch, Reizwirkungen durch denselben II, 213.
Pollenschläuche, Aerotropismus II, 585.
— Chemotropismus II, 584.
— Hydrotropismus II, 586.
— Leitung zu den Samenknospen II, 585.
— Mangel der Tastreizbarkeit II, 459.
— Richtwirkung des Substrats II, 595.
— Wachsthumsschnelligkeit II, 20.
— Weber's Gesetz bei der chemotropischen Reizung II, 626.
— Zerplatzen derselben II, 139.
Polysaccharide I, 492.
— Spaltung durch Enzyme I, 510.
— Vergährung nach der Zerspaltung I, 565.
Populin I, 495.
Porenkork, Gasaustausch durch denselben I, 180.
Positiver Tropismus II, 548.
Postembryonale Anlagen und Zustände II, 171.
Postmortale Veränderungen II, 289.
Postregeneration II, 209.
Potentialdifferenzen, elektrische II, 861.
Potentielle Energie II, 878.
Potetometer I, 223.
Präformationstheorie II, 235.
Präsentationszeit II, 622.
Productionsthätigkeit, correlative Hemmung und Beschleunigung II, 198.
Profilstellung von Blättern etc. II, 549.
— bei intensivem Licht II, 695.
Projection der Galvanotaxis II, 823.
— kinematographische II, 355.
— der Sauerstoffproduction I, 291.
— des Wachsthums II, 22.
Propionsäureproduction I, 540.
Propylalcohol, Oxydation zu Propionsäure I, 570.
Propylamin, Nährwerth I, 372.
— als Stickstoffnahrung I, 397.
Prostropistische Bewegungen II, 548.
Proteide I, 55.
Proteinkörner I, 458.
Proteinkrystalloide I, 68, 458.
Proteinstickstoff und Amidstickstoff I, 455.
Proteinstoffe, allgemeine Bedeutung für Bau und Betrieb I, 53, 456.
— Bildungsstätten I, 401.
— chemische Reizwirkung bei Carnivoren II, 463.
— chemotropische Reizwirkungen II, 584.
— Constitution I, 55.
— Diosmose I, 81, 89.
— Nährwerth der verschiedenen I, 369, 395, 458.
— Organeiweiss und circulirendes Eiweiss I, 457.
— als Producte der Kohlensäureassimilation I, 300.
— Qualitäten und Eintheilung I, 55.
— als Reservestoffe I, 450, 608.
— Synthese I, 378, 399.
— — Einfluss des Lichts I, 402.
— — in grünen und nicht grünen Zellen I, 402.
— Umsatz derselben I, 380, 458, 465.
— verdauliche und unverdauliche I, 458.
— Wanderung derselben I, 586, 606.
— zerspaltende Enzyme I, 511.
— dauernde Zerstörung derselben im Stoffwechsel I, 380, 461.
Proteolytische Enzyme, Bildung, Secretion und Wirkungsbedingungen I, 362, 511.
Proteosomen I, 58.
Prothallium, Induction labiler Dorsiventralität II, 182, 680.
— Orientirungsbewegungen II, 182, 680.
Protochlorophyll I, 298.
Protonema, Lichtconcentration und Lichtreflex I, 345; II, 853.
— Orientirungsbewegungen II, 694.
Protoplasma, Aggregatzustand und Veränderung I, 38; II, 714, 739.
— alkalische Reaction I, 490.
— Aufnahme und Ausgabe fester Theile I, 94; II, 747.

Protoplasma, Ausgleichung der mechanischen Umlagerungen II, 790.
— Baustoffe I, 457.
— Bedeutung der Wabenstructur für Cohäsion, Bewegungen etc. II, 720.
— Deformationen durch Anilinfarben etc. II, 798.
— — — benachtheiligende Eingriffe II, 284, 288.
— — — Säuren und Alkalien II, 798, 826.
— — — Temperaturwechsel II, 317, 766.
— extracellulares I, 50; II, 36.
— Farbenspeicherung I, 57.
— Gestaltungen in Folge des Aggregatzustandes und der Oberflächenspannung II, 739.
— Gleichgewichtsgestaltungen I, 38; II, 715.
— Glitschbewegungen in demselben II, 726.
— Lebendfärbung I, 80.
— mechanische Umlagerungen und Deformationen II, 816.
— — Wirkungen der Schwerkraft und Centrifugalkraft II, 788.
— Quellungsenergie I, 117.
— Silberreduction I, 57.
— Theoretische Ansichten über Bau und Structur I, 41; II, 233.
— Ursachen der Gestaltung, Bewegung und Gruppirung der Organe II, 715, 739.
— Ursachen der Strahlungen II, 746.
— Wabenstructur I, 37.
Protoplasmaanhäufung bei Reizvorgängen II, 367.
— bei tropistischen und mechanischen Reizungen II, 635, 643.
— und Zelltheilung II, 44.
Protoplasmabewegungen II, 696.
— Beeinflussung durch die Aussenwelt II, 748.
— — — chemische Agentien II, 793.
— Einfluss der Concentration II, 814.
— mechanische Einflüsse II, 816.
— transitorische Störungen durch chemische Agentien II, 797.
Protoplasmaströmung, autogene und aitiogene II, 723.
— Bedeutung für die Stoffwanderung I, 109, 602.
— Beinflussung durch Licht II, 319, 767, 770.
— Beschleunigung durch chemische Reize bei Drosera etc. II, 466.
Protoplasmaströmung, Einfluss von Erschütterungen etc. II, 817.
— Einfluss der Kohlensäure II, 796.
— — — Plasmolyse II, 814.
— — — Zellform II, 729.
— Entbehrlichkeit des Zellkerns I, 44; II, 729.
— in etiolirten Objecten II, 794.
— Hemmung durch Anaesthetica II, 797.
— — durch Säuren und Alkalien II, 798.
— und Lebensdauer II, 794.
— bei Plasmodien II, 778.
— Reizeinfluss des plötzlichen Temperaturwechsels II, 765.
— Reizwirkungen von Giften II, 752.
— Rotation und Circulation II, 723.
— Ruhe der Hautschicht II, 725.
— Schnelligkeit II, 723.
— Temperatureinfluss II, 764.
— Temperaturoptimum im Vergleich zum Wachsthumsoptimum II, 764.
— transitorische Fortdauer bei supramaximaler und inframinimaler Temperatur II, 751, 764.
— transitorische Störung durch plasmolytische Wirkungen II, 815.
— traumatische Beschleunigung II, 818.
— Uebergangsreizungen II, 752.
— Ursachen und Mechanik II, 727.
— Veränderung der Lichtstimmung durch Aether und Kohlensäure II, 769.
— Verhalten nach Entziehung des Sauerstoffs I, 581; II, 794.
— Verhalten im Hungerzustand II, 794.
Protoplast, Aufnahme von Symbionten II, 219.
— Austrocknungsfähigkeit II, 326.
— Bau I, 34.
— Bau und Eigenschaften bestimmen die Ontogenese etc. II, 158—233.
— Bedeutung der einzelnen Organe bei Reizprocessen II, 366.
— chemische Qualität und Organisation I, 51.
— Definition I, 51.
— diosmotische Eigenschaften I, 77.
— embryonaler Zellen II, 7.
— Gallenbildung in demselben II, 211.
— Giftempfindlichkeit der verschiedenen Organe II, 343.
— Organe desselben I, 35, 39.

Protoplast, physikalische Einschnürung bei Plasmolyse II, 46.
— Polarität in demselben II, 193.
— Reizverkettung in demselben II, 201.
— Reizwirkungen durch Oberflächenspannung und Stoffaustausch II, 221.
— Reproductionsfähigkeit II, 206.
— Tödtung und Veränderung durch Säuren und Alkalien II, 345.
— Veränderungen mit dem Tode I, 56.
— Vielkernigkeit I, 49.
— Wachsthum desselben II, 27.
— Zusammenführung durch Chemotaxis II, 802.
Pseudoparenchym II, 52.
Pseudopodien II, 712.
Psychophysisches Gesetz II, 628.
Psychrometrische Bewegungen II, 586, 815.
Ptomaine I, 499.
Pulsirende Vacuolen II, 730.
— — Beeinflussung durch Aussenbedingungen II, 736.
— — Fortdauer der Action in kernfreien Strecken II, 736.
— — Functionelle Bedeutung II, 737.
— — Pulsationsfrequenz II, 731.
— — Uebergänge zu anderen Vacuolen II, 730.
— — Ursachen und Mechanik der Pulsation II, 733.
Purpurbacterien, Assimilationscurve im Spectrum I, 327.
— Kohlensäureassimilation I, 284, 287.
— phototactische Wirkung der Spectralbezirke II, 778.
Pyocyanin I, 496.
Pyrenoide I, 41, 296.

Q.

Quecksilber I, 432.
Quecksilberchlorid, Eindringen in den Protoplasten I, 83.
Quecksilbersalze, Giftigkeit II, 335.
Quellung, Bedeutung für Wachsthum II, 27.
— und Molecularstructur I, 59.
— — Oberflächenenergie II, 878.
— — Quellungsenergie I, 59, 63.
— der Zellhaut als Ursache von Bewegungen II, 542.
Quellungsenergie beim Wachsthum II, 29.
Quellungsgrössen I, 60.
Quellungswasser, Volumänderungen durch Entziehung desselben II, 74.
Quercitrin, Nährwerth für Pilze I, 492.
Querspannung II, 68.

R.

Radiäre Organe mit plagiotroper Reaction II, 550.
Radiumstrahlen II, 579.
Ranken, Absterben der nicht fassenden II, 427.
— anatomische und physiologische Dorsiventralität II, 422.
— Ausgleichung der Krümmung und Accommodation an die Reizung II, 423, 429.
— Charakterisirung der Contactreizbarkeit (Kitzelreizbarkeit, thigmischen Sensibilität) II, 422.
— chemonastische Reizung II, 462.
— Circumnutationsbewegungen und deren Abhängigkeit vom Schwerkraftreiz II, 382, 392.
— Einrollung und Beschleunigung dieser durch das Fassen II, 414, 426.
— einseitig und allseitig reizbare II, 421.
— Entwickelungsstadium und Reizbarkeit II, 420.
— Erfolge durch Superposition der Reize II, 442.
— Folgen der Inanspruchnahme durch das Fassen II, 426.
— heliotropische Eigenschaften II, 419, 573.
— Klettern vermittelst Haftscheiben II, 417.
— Krümmungsmechanik II, 428.
— Nichtfassen zu dicker Stützen II, 425.
— plastische Eigenschaften II, 64, 432.
— und rankende Blattstiele, Verstärkung durch die Reizung und die Inanspruchnahme II, 416.
— Reizleitung II, 424.
— Reizschwelle II, 423.
— thermonastische Bewegungen II, 494.
— Umfassen der Stütze und Druck auf diese II, 424.
— Umkriechen der Stütze II, 431.
— Unempfindlichkeit gegen Flüssigkeiten und Leimgallerte II, 422, 437.
— Unterbleiben der Reizreaction bei gleichzeitiger Berührung der opponirten Flanken II, 430.
— verzweigte II, 414.

Ranken, Wachsthumsbeschleunigung bei der thigmotropischen Reizbewegung II, 428.
— Wachsthumsmechanik bei den Reizbewegungen II, 432.
— Wachsthumsthätigkeit bei der rückläufigen Bewegung II, 429.
— Windungsrichtung II, 425.
Rankenkletterer II, 398, 412.
Rassen, Entstehung solcher II, 236.
— asporogene II, 242.
— farblose II, 242.
— nicht leuchtende II, 855.
— ungiftige II, 242.
Reactionskette, Definition I, 13; II, 358.
Reactionswechsel im Zellsaft I, 490.
Reactionszeit bei tropistischen Reizungen II, 620.
Receptionsbewegungen, siehe aitiogene Bewegungen.
Rectipetalität II, 595.
Reductionen durch Gährungen und intramoleculare Athmung I, 541, 557.
— von Nitraten und Sulfaten I, 557.
— durch die Stoffwechselproducte I, 557.
Reflectorische Reizverkettung, Allgemeinheit II, 201, 230.
Regen, Einrichtungen für Widerstandsfähigkeit II, 60.
Regenbäume I, 268.
Regeneration II, 204.
— normale und pathologische II, 204.
Regenwasser, Stickstoffgehalt I, 383.
Regenwürmer, Betheiligung bei der Bodenbildung I, 158.
Registrirapparate I, 239; II, 25.
Regulation der Enzymbildung I, 505.
— durch Massenwirkung I, 107, 489, 519; II, 107.
— des Turgors I, 121, 520; II, 32, 145, 329, 376, 449.
Regulationen I, 19.
Regulatorische Ersatzthätigkeit II, 196.
Reifen der Früchte I, 616.
Reizbarkeit und anatomischer Bau II, 440.
— autogene und aitiogene Veränderung derselben I, 16; II, 76, 361, 609, 753.
— ein labiler Zustand ist nicht nothwendig II, 364.
— und Reizbedingungen I, 9; II, 76, 201, 231, 358, 629, 753.
Reizbewegungen, Beeinflussung durch Ausseneinflüsse II, 76, 394, 412, 529, 609, 699.
— Beziehungen der autogenen und aitiogenen II, 369.
— elektromotorische Vorgänge bei denselben II, 873.
— Energie derselben II, 145, 358, 434, 657.
— mechanische Mittel zur Ausführung II, 369, 650, 699.
— sind nicht alle als modificirte Circumnutation aufzufassen II, 369.
— Verhältniss zur anatomischen Structur II, 510.
Reize, autogene und aitiogene I, 9; II, 76, 163.
— directe, indirecte, beschleunigende, hemmende, umgestaltende, umstimmende, correlative, diffuse, tropistische, tactische, transitorische, permanente, phobische etc. I, 14; II, 85, 359, 546, 699 etc.
— formative oder morphogene I, 21; II, 158.
— functionelle II, 203.
— Inductionswirkung I, 18; II, 167, 820.
— Intensität und Excitation (Weber's Gesetz) I, 624, 814.
— intermittirende II, 443, 475.
— maximale und submaximale Auslösungen II, 364, 624.
— Perception, Impression etc. I, 13; II, 359.
— Schwellenwerth I, 12; II, 620.
— sensorische, ductorische und motorische Processe I, 9; II, 359.
— transitorische, rückregulirende Uebergangs-Reizungen I, 18; II, 364.
— wechselseitige durch Secrete I, 515.
Reizgrösse und Excitation (Weber's Gesetz) II, 625.
— — Reactionsgrösse II, 365.
Reizhaken, Vertheilung der Reizbarkeit II, 422.
Reizleitung II, 230, 469, 607, 645, 702, 819.
— Abhängigkeit von der Structur des Protoplasten und der Gewebe II, 228.
— Allgemeinheit der reflectorischen Reizverkettung II, 201.
— Bahnen für dieselbe II, 230, 469, 607, 645.
— Bedeutung der Gegenreactionen für die Ausbreitung des Reizes und für die Reizerfolge II, 227, 229.

Reizleitung, Beeinflussung durch Verwundungen II, 607, 818.
— im Blatte von Dionaea II, 873.
— durch chemische Processe und deren Fortpflanzungsschnelligkeit II, 226.
— in Cilien und dünnen Plasmafäden II, 225, 702.
— bei Drosera II, 231, 460, 469.
— Einfluss äusserer Factoren und der Stimmung II, 228, 473.
— Entbehrlichkeit distincter Nerven II, 227.
— mechanische und physiologische II, 231, 471.
— bei mechanonastischen und chemonastischen Bewegungen II, 469.
— bei Mimosa II, 230.
— Mittel dafür II, 225, 469, 607, 645.
— orientirende II, 230.
— mit und ohne Plasmaverbindungen II, 225.
— Schnelligkeit bei Bewegungsvorgängen II, 231, 472, 608, 818.
— bei der traumatischen Plasmaströmung II, 818.
— bei tropistischen Reizungen II, 601, 607, 645.
— innerhalb der Zelle II, 602.
Reizplasmolyse II, 450.
Reizreactionen, formale Differenz bei freibeweglichen und festgewurzelten Pflanzen II, 354, 360.
— Oscillationen um die Gleichgewichtslage II, 362.
— perceptorische, sensorische, ductorische, motorische Processe I, 13; II, 359.
— Trennung der sensorischen und motorischen Zone II, 599.
Reizstimmung, autogene und aitiogene Modificationen I, 16; II, 361, 609, 761.
Reizstoffe, formative II, 234.
Reizungskette II, 359.
Reizursache, Reizanstoss, Reizerfolg, Reizkette I, 13; II, 359.
Reizverkettung, Allgemeinheit der reflectorischen in der Pflanze und innerhalb der Zelle II, 201, 230.
Reizwirkungen, differente durch dasselbe Agens II, 360, 557.
— Differenz zwischen Zunahme und Abnahme eines Agens II, 478, 504, 618, 753.
— Erwecken von Gegenreactionen II, 365.
Reizwirkungen, gleiche durch verschiedenartige Anstösse II, 360, 557.
— durch die Inanspruchnahme II, 203.
— bei symbiotischen Verhältnissen II, 212.
— transitorische (rückregulirende) und stationäre (permanente) I, 15; II, 364.
— beim Zusammengreifen von zwei oder einigen Reizen I, 18; II, 195, 361, 529, 609.
Reproduction, normale und pathologische II, 204.
— und Reproductionsfähigkeit II, 204.
Reproductionsgrenze bei Abtrennung kleiner Stücke II, 206.
Reservecellulosen I, 480.
— Lösung durch Enzyme und beim Keimen I, 361, 614.
Reservestoffe der Algen I, 620.
— anorganische I, 595.
— Art der Unterbringung und Speicherung I, 451, 609.
— Auswandern I, 584.
— Bedeutung I, 607.
— — der Unlöslichkeit und des colloidalen Charakters I, 609.
— der Flechten I, 620.
— in Holzpflanzen I, 618.
— Natur und Vorkommen I, 608.
— der Pilze I, 620.
— — Pollenkörner I, 620.
— regulatorische und künstliche Mobilisirung und Entleerung I, 518.
— Speicherung und Turgorfrage I, 123.
— stickstoffhaltige und stickstofffreie I, 449.
— wechselseitige Vertretungen I, 449.
Resistenz, siehe Widerstandsfähigkeit.
Resorcin, Nährwerth I, 372, 492.
Resorptionsbewegungen und Resorptionsreizungen II, 463.
Respiration, siehe Athmung.
Retinispora II, 184.
Revolutive Nutationen II, 382.
Rhabdoid II, 467.
Rheotaxis II, 815.
Rheotropismus II, 547, 588.
— Charakteristik des Reizanstosses II, 592.
Rheotropische Reizung, Schwellenwerth etc. II, 588.
Rhinanthaceen, Parasitismus I, 352, 355.
Rhizoidbildung, Einfluss einseitiger Beleuchtung II, 107.

Rhizoidbildung, Einfluss der Schwerkraft II, 125.
Rhizoiden, Aufnahmethätigkeit I, 132.
— autonome Bewegungen II, 380.
— Entstehung durch Contactreizung II, 151.
— Heliotropismus II, 576.
— Hydrotropismus II, 586.
— Verwachsung mit Bodentheilen I, 132.
— Wachsthumsverkürzung II, 16.
— Wassersecretion I, 257.
— Winden derselben II, 407.
Rhizome, Geotropismus II, 565, 675.
— Modification des Geotonus durch Beleuchtung II, 615, 675.
— Orientirungsverhältnisse II, 675.
— Plagiotropismus radiärer II, 550, 564, 675.
— Regulation der Tiefenlage I, 16, 675.
— Reservestoffe und Stoffwanderung I, 620.
— sympodiale II, 564.
— Ursachen der Dorsiventralität II, 186.
— Veränderung der geotropischen Stimmung durch Aussenbedingungen II, 511, 564, 615.
— — — photo- und thermonastischen Reactionen durch geotropische Induction II, 511.
— Verticibasalität II, 194.
Rhodanammonium nicht als Schwefelquelle verwendbar I, 423.
Rhodoplasten I, 295.
Rhythmik, autogene und aitiogene II, 247.
— bei Blüthenpflanzen II, 250.
— der Cilienbewegung II, 706.
— jährliche II, 259.
— tägliche, der Zuwachsbewegung und der Schlafbewegungen II, 252, 476.
— der Vegetationsprocesse II, 247.
Rhythmische Bewegungen, Entstehungsursachen II, 389.
— — Nachwirkungen II, 490.
— Wachsthumsoscillationen II, 21.
Richtungsänderungen, autogene II, 596.
Richtungsbewegungen II, 547.
Ricin, geringe Giftwirkung II, 335.
Rinde, negative Spannung II, 67.
— Regeneration II, 208.
— Stoffwanderung in derselben I, 585.
— Unzulänglichkeit für die Unterhaltung des Transpirationsstroms I, 195.
Rindendruck und Jahresringbildung II, 275.
Rindendruck, Intensität II, 70, 275.
Rindenlappen, Regeneration des Xylems II, 193.
Ringelung, Beeinflussung der Verticibasalität II, 192.
— Einfluss auf Dickenwachsthum I, 592.
— — — die Stoffwanderung I, 590.
— Unterbrechung der Wasserbahnen durch dieselbe I, 195.
Rohrzucker, Assimilationsproduct I, 302.
— chemotropische und chemotactische Reizwirkungen II, 584, 801.
— Reservestoff I, 609.
— Vorkommen und Verarbeitung I, 473.
— Wanderstoff I, 607.
Rollblätter, Transpirationsschutz I, 220.
Röntgenstrahlen II, 121, 579.
— Fehlen bei leuchtenden Pflanzen II, 860.
Rotationsapparate II, 567.
Rotationsbewegung des Protoplasmas II, 723.
Rothalgen, Assimilationscurve im Spectrum I, 327.
Rothes Licht, Bedeutung bei Assimilations-, Wachsthums-, Gestaltungs- und Bewegungsvorgängen I, 327; II, 117, 577, 778.
Ruberythrinsäure I, 495.
Rubidium, Vertretung von Kalium durch dasselbe? I, 404, 424.
— chemotactische Wirkung II, 807.
Ruheknospen, vorzeitiges Austreiben II, 265.
Ruhezeit, Abkürzung durch chemische Reize II, 130.
— Modification durch Aussenbedingungen II, 266.
— der Samen II, 263.
— Selbstregulation derselben II, 176.
— winterliche II, 259.

S.

Saccharomyces, Accommodation an Gifte II, 337.
— Alcoholgährung I, 565.
— Arten mit und ohne Inversionsvermögen I, 565.
— Austrocknungsfähigkeit II, 328.
— Einfluss von Erschütterungen II, 153.
— — — Sauerstoff auf Gährung und Wachsthum I, 567.
— Nahrung bei anaerobem Leben I, 539.
— Reductionswirkung I, 558.
— Resistenz gegen Kälte II, 305.

Saccharomyces, Stickstoffnahrung I, 398.
— temporäre Anaerobiose I, 536, 566.
— Ursachen der Sporenbildung II, 134.
— Wachsthum bei hohem Wasserdruck II, 147.
— Züchtung von asporogenen Rassen II, 243.
Saccharose, siehe Rohrzucker.
Sachs'sche Glocken I, 336.
Saftausfluss, siehe Bluten.
Saftcirculation I, 595.
Saisondimorphismus II, 250.
Salicin, Nährwerth für Pilze I, 492.
— Vorkommen und Bedeutung I, 495.
Salpetersäure, Bildung durch Oxydation I, 346.
— Reduction derselben I, 558.
— Reservestoff I, 609.
— Speicherung I, 397.
Salpetrige Säure, Bildung durch Reduction und Oxydation I, 346, 558.
— — Stickstoffnahrung I, 395, 399.
Salze, Einfluss auf Transpiration I, 231.
Salzincrustation I, 113, 144.
Salzlösungen, Resistenz gegen dieselben II, 329.
— schädigende Wirkungen des Concentrationswechsels II, 138, 329.
— Umwendung der Bewegungsrichtung bei Paramaecium II, 825.
Salzpflanzen II, 137.
— Ursachen der Localisation I, 434.
Samen, Athmungsthätigkeit I, 529.
— Austrocknungsfähigkeit II, 327.
— Fixirungen beim Keimen II, 674.
— Fortschleudern derselben II, 540.
— Keimung in Folge chemischer Reizung II, 130.
— — nach Entfernen des Endosperms oder der Samenlappen I, 607
— — unreifer I, 607; II, 263, 325.
— Keimverzögerung und Keimzeit II, 263.
— Lebensdauer der ausgetrockneten II, 327.
— Lichteinfluss auf Keimen II, 105.
— Modification der Austrocknungsfähigkeit mit dem Keimen II, 325.
— passive Fortbewegung II, 699.
— Quellung I, 132.
— Reservestoffe und deren Translocation beim Keimen I, 610.
— Resistenz im Magen der Thiere II, 338.
— Ruhezeiten II, 263.
Samen, Schädigung durch Seewasser II, 332.
— Sistirung des Keimens bei zu tiefer Lage im Boden II, 264.
— Ueberschuss von Reserveproteinstoffen bei den Leguminosen I, 608.
— Verbreitung von Fett und Stärke I, 609.
— Zuführung der Reservestoffe I, 616.
— Widerstandsfähigkeit gegen Wärme und Kälte II, 293, 303.
Sameneiweiss, Ernährung durch dasselbe I, 610.
Samenfäden, Anlockung durch die Eizelle II, 760, 801.
— Chemotaxis und Osmotaxis II, 801.
— Contactreizbarkeit II, 818.
— Cytotaxis II, 827.
— meiden nicht Gifte II, 801.
— Ortsbewegungen II, 700.
— Phototaxis II, 776.
— Temperatureinfluss auf die Bewegungen II, 765.
— Weber's Gesetz bei chemotactischer Reizung II, 626, 814.
Samenlappen, Entleerung und Verhalten beim Keimen I, 611.
Sand als Culturboden I, 411.
Saprophyten I, 274, 349.
— Mittel zur Erreichung der Nahrung I, 355.
— Secretion von Enzymen I, 361.
Saprophytische Ernährung von Parasiten I, 350.
Sarracenia, Insectenfang I, 366.
Sauerstoff, aerotropische Reizwirkung II, 586, 803.
— Aufnahme und Ueberschuss in Zellen I, 166, 547.
— Bedeutung für Wachsthums- und Bewegungsvorgänge I, 581; II, 131, 533, 610, 793.
— Bewegungsstillstand der facultativen Anaeroben bei Entziehung desselben II, 793.
— chemonastische Reizwirkungen II, 465.
— chemotactische und chemotropische Wirkung II, 586, 803, 807.
— Einfluss auf Bluten I, 246.
— — — Chlorophyllbildung I, 319.
— — — Gährungsprocesse I, 556.
— — — locomotorische Bewegungen und Plasmaströmungen I, 581; II, 793.

Sauerstoff, Einfluss der Partiärpressung auf die Athmungsthätigkeit I, 547.
— — — — — — Thätigkeit und die Partialfunctionen I, 581; II, 131, 610, 793.
— — — — — — Wärmebildung II, 841.
— — auf die Production von Fortpflanzungsorganen II, 135, 533.
— Kreislauf desselben I, 280.
— Nachweis durch die Bacterienmethode I, 293.
— Optimum II, 131.
— schädliche Wirkung bei genügender Partiärpressung auf Aerobe und Anaerobe I, 550; II, 132, 333.
— temporäre Fortdauer von Partialfunctionen nach der Entziehung I, 580; II, 131, 533, 610, 794.
Sauerstoffathmung, siehe Athmung.
Sauerstoffgehalt der Bodenluft I, 153.
— — der Intercellularluft I, 187.
Sauerstoffproduction, photosynthetische I, 284.
— durch Purpurbacterien I, 288.
Sauerstoffreserve, Mangel dieser I, 582; II, 796.
Sauerstoffspeicherung bei gewissen Farbstoffbacterien I, 554.
Sauerstoffstarre II, 796.
Sauerstoffüberträger I, 554.
Saugwurzeln I, 132.
Saure Reaction, Ausbildung derselben I, 114.
— — des Zellsaftes I, 490.
Säureabnahme beim Reifen der Früchte I, 616.
Säurebildung, Bedeutung für die Concurrenz und Regulation I, 515.
— und Zersetzung bei Fettpflanzen I, 310.
Säuren, chemotropische Reizwirkung derselben II, 585.
— Deformationswirkungen im Protoplasma II, 798.
— differente chemotactische Wirkung der Anionen und Kationen II, 807.
— diosmotische Aufnahme I, 83.
— Einfluss auf Transpiration I, 231.
— Giftwirkung II, 333.
— Giftwirkung und Dissociation II, 351.
— Hemmung der Lichtentwickelung bei Leuchtbacterien II, 857.
Säuren, negativ chemotactische Wirkungen II, 801, 803, 808.
— Ursachen der Giftwirkung II, 345, 351.
— wachsthumshemmender Einfluss II, 129.
— Widerstandsfähigkeit gegen dieselben I, 485.
Säuresecretion I, 114, 150, 491.
— bei Carnivoren II, 467.
— durch Wurzeln I, 150.
Saussure'sches Gesetz I, 111.
Schädigung durch die Aussenbedingungen II, 279.
— — plötzlichen Wechsel der Aussenbedingungen II, 281.
Schallwellen, Einfluss auf Mikroorganismen II, 153.
Schatten, formativer Einfluss II, 99.
Schattenblätter, Ausbildung derselben II, 100.
Schattenpflanzen, Athmung und Assimilation I, 334, 530.
— Schädigung durch intensive Beleuchtung II, 107.
Scheintod II, 282.
Scheitelzelle, Beziehung zur Wachsthumsvertheilung II, 6.
Schichtenspannung II, 67, 73.
Schizomyceten, siehe Bacterien.
Schlafbewegungen II, 476.
— Aneinanderpressung der Blättchen dabei II, 486.
— Beeinflussung durch äussere Factoren und Combinationserfolge II, 501.
— Entstehung der Tagesperiode II, 488.
— Fortdauer der autonomen Bewegungen bei Eliminirung jener II, 492.
— mit und ohne Nachwirkungen II, 490.
— Nutzen derselben II, 481.
— thermonastische und photonastische II, 497.
— Wirkungen der Verdunklung und Erhellung II, 504.
Schleime, Vorkommen und Bedeutung I, 475, 608.
Schleimendosperm I, 614.
Schleimhüllen, Transpirationsschutz durch dieselben I, 220.
Schleimpilze, siehe Myxomyceten.
Schleimsecretion I, 112.
— bei Desmidiaceen II, 712.
Schleppgeissel II, 700.

Schleuder- und Oeffnungsbewegungen II, 537.
Schliesszellen der Spaltöffnungen I, 173.
Schlingpflanzen, siehe Windepflanzen.
Schmarotzer, Ernährung I, 350.
Schnellbewegungen II, 384.
— Energiequelle derselben II, 880, 893.
Schreckbewegungen und Ansammlung durch dieselbe II, 754, 770.
— vgl. Phobismus etc.
Schrumpfen II, 543.
Schubfestigkeit II, 56.
Schütteln, Aenderung des Zuckergehaltes hierbei II, 454.
— Krümmungen durch dasselbe II, 65.
Schutz gegen das Erfrieren II, 304.
Schwammparenchym, Chlorophyllgehalt I, 345.
Schwärmzellen II, 699.
— amöboide Bewegung derselben II, 712.
— autogene und aitiogene Umkehrung der Bewegungsrichtung II, 702.
— Beeinflussung der Bewegungen durch Erschütterungen etc. II, 817.
— — — — — plasmolytische Wirkungen II, 815.
— — — — — Sauerstoff und andere chemische Agentien II, 795.
— Bewegungsdauer und Einfluss der Aussenfactoren II, 703, 750.
— Bewegungsenergie II, 704, 793.
— Bewegungsmodus und Bewegungsursachen II, 700.
— Bewegungsschnelligkeit II, 704.
— Bildungsbedingungen II, 136.
— Chemotaxis und Osmotaxis II, 800.
— Galvanotaxis II, 822.
— Geotaxis II, 791.
— Gruppirungen durch Wasserströmungen II, 775.
— Einfluss des Lichts auf die Schwärmzeit II, 768.
— — der Temperatur auf die Bewegungen II, 765.
— mechanische Hemmung der Bewegungen II, 816.
— Phobotaxis II, 771.
— Phototaxis II, 775.
— Polarität II, 189.
— pulsirende Vacuolen II, 730.
— Schreckbewegungen II, 770.
— topische und phobische Reactionsfähigkeit II, 757.
Schwärmzellen, transitorisches Zurückprallen bei plötzlichem Wechsel der Aussenbedingungen II, 759.
Schwefel als Culturboden I, 411.
— in organischer Bindung I, 417, 423, 609.
— Nothwendigkeit I, 423.
— Verathmung I, 531.
Schwefelbacterien, Athmung I, 531.
— chemosynthetische Assimilation der Kohlensäure I, 348; II, 886.
— disjuncte Symbiose I, 350.
— Schaffung der Lebensbedingungen für dieselben I, 350.
— zulässige Sauerstoffpressung I, 548; II, 131.
Schwefelkohlenstoff wird von ausgetrockneten Pflanzen ertragen II, 324.
Schwefelsäure als Athmungsproduct I, 531.
— als Nährstoff I, 423.
— als Stoffwechselproduct I, 459, 596.
Schwefelwasserstoff, chemotactische Wirkung II, 803.
— differente Giftwirkung II, 333.
— Production I, 540, 557.
— Verarbeitung I, 423.
— Verathmung I, 531.
Schweflige Säure als Nährstoff I, 423.
Schwellenwerthe I, 12; II, 78, 363, 620.
Schwerkraft, Bedeutung bei der autonomen Bewegungsthätigkeit II, 391.
— — für die Circumnutation der Schlingpflanzen II, 392.
— Beeinflussung und Induction von Polaritäten II, 185, 191.
— Einfluss auf Blattorientirungen II, 688.
— — — die nyctinastischen Bewegungen II, 509.
— — — — reizbare Stimmung von Cuscuta etc. II, 418.
— — — Wachsthum und Gestaltung II, 123.
— Elimirung der tropistischen Krümmung am Klinostaten II, 567.
— Erweckung von Wachsthum am Klinostaten II, 651.
— Erzeugung von Epitrophie und Hypotrophie II, 125.
— mechanische Wirkungen II, 124.
— mehrfache (gleichzeitige) Auslösungen durch dieselbe II, 553.
— Wachsthum bei inverser Stellung II, 127.

Schwerkraft, Wirkung auf Protoplasten und locomotorische Organismen II, 788.
— Zusammengreifen von auslösenden und mechanischen Wirkungen bei den Orientirungsbewegungen II, 553.
— vgl. auch Geotropismus und Geotaxis.
Schwermetalle, Ursachen der Giftwirkung II, 345.
Schwimmbewegungen, siehe Schwärmzellen.
Schwimmblätter und Luftblätter II, 140.
— — — formative Ursachen II, 142.
— Wachsthumsregulirung durch die Wasserbedeckung II, 141.
Schwimmen, passives II, 698.
Schwungkraft, siehe Centrifugalkraft.
Sclerenchym II, 60.
Sclerotien, Austrocknungsfähigkeit II, 328.
— Ruhezeiten II, 264.
Secrete I, 271, 440.
— Lösungswirkungen I, 361.
— wechselseitige Beeinflussung vermittelst derselben I, 515.
Secretion von Enzymen I, 504.
— von Säuren I, 491.
— von Wasser, siehe Wasserausscheidung, Bluten und Nectarien.
Secretionsmechanik I, 112.
Secretionsthätigkeit bei den Carnivoren II, 465.
Seewasser, Schädigung von Samen etc. II, 332.
Segmente, Wachsthum derselben II, 7.
Seismische Reizbarkeit, Charakteristik II, 436, 439.
Seismonastische Bewegungen II, 434.
— — Abstufungen der Empfindlichkeit und Reactionsschnelligkeit II, 442.
— — Beeinflussung durch chemische Agentien II, 534.
— — — — die Temperatur II, 531.
— — Einfluss des Lichts II, 531.
— — — — Sauerstoffs II, 533.
— — maximale und submaximale Auslösung II, 442.
— — Mechanik II, 446.
— — Nutzen derselben II, 445.
— Reactionen, transitorisches Schwinden der Sensibilität bei der Inanspruchnahme II, 444.
— — transitorische und permanente Lagenänderungen II, 443.
— Reize, Fortleitung II, 469.
Seismonastische Reize, Ursachen der Turgorsenkung II, 453.
— Variationsbewegungen, Energiemittel bei denselben II, 893.
— — Vergleich mit den thigmonastischen II, 441.
— — Verlauf derselben und der Rückregulation II, 444.
Seitenäste, Autotropismus und Eigenwinkel II, 597.
— labile und stabile Dorsiventralität II, 684.
— Orientirung derselben II, 682.
Seitenwurzeln, Eigenwinkel und Grenzwinkel II, 597.
— gesetzmässige Entstehung und Anordnung II, 173.
— Ursachen des Plagiotropismus II, 638.
Selbstdifferencirung, Begriff II, 161.
Selbstregulation des Stoffwechsels und der Ontogenese I, 25, 159; II, 517.
Selenige Säure I, 433.
Selensäure I, 433.
Semipermeabilität des Plasmas I, 77, 119; II, 342.
Sensibilität, Abstumpfung durch die Inanspruchnahme und die Reizintensität II, 627.
— autogene und aitiogene Veränderlichkeit II, 222, 388, 529, 610.
— Modification durch die Entwickelungsbedingungen II, 611.
— specifische II, 360.
— Unterdrückung derselben bei Fortbestehen der Actionsfähigkeit II, 455.
— Veränderlichkeit der tactischen mit den Culturbedingungen II, 763.
— wechselseitige Abstumpfung beim Zusammengreifen differenter Reize II, 628.
— siehe auch Reiz und Reizbarkeit.
Sexualorgane, autogene und aitiogene Krümmungsbewegungen II, 385, 391, 445, 564, 694.
— Nutzen der Reizreactionen II, 445.
— Schnellbewegungen II, 539.
Siebröhren, Eiweisssynthese I, 403.
— Function und Bedeutung I, 588, 592, 602.
— Massenströmung in denselben I, 593.
— Schluss im Winter I, 592.
Siebtheil, Stoffwanderung in demselben I, 585.

Silber I, 432.
Silbersalze, Giftigkeit II, 335, 352.
Silicium, Vorkommen und Bedeutung I, 429.
Sinistrin I, 474.
— als Assimilationsproduct I, 302.
Sinnesorgene ohne distincten Bau II, 440.
Siphoneen I, 51.
Skatol, Production I, 540.
Skioptikon I, 336.
Skoliotrop II, 549.
Solanin, Bildung und Bedeutung I, 499.
Somatische Theile, determinirender Einfluss derselben I, 164.
— Zellen, begrenzte Lebensdauer II, 285.
— — mit Totalbefähigung II, 178.
— — Uebergang zu embryonalen II, 7.
Somatophyten II, 4.
— Erhaltung der Wachsthumsthätigkeit durch embryonale Zellen II, 5.
Sommerdürre der Blätter I, 616.
Sonnenblätter, Ausbildung derselben II, 100.
Sonnenenergie, Bedeutung derselben im Kreislauf I, 281.
Sonnenlicht, locale Tödtung durch die Linsenwirkung von Wassertropfen II, 295.
— vgl. Licht.
Sorbit I, 475.
Spaltöffnungen, Gasaustausch I, 171.
— tägliche Periodicität der Oeffnung II, 253.
— Transpiration I, 217.
— Veränderlichkeit der Spaltweite I, 172, 175.
— Verschiebung des Ursprungorts II, 193.
— Verstopfung I, 172.
Spaltpilze vgl. Bacterien.
Spaltungsgährungen I, 522.
Spannungsverhältnisse, Reizwirkungen durch dieselben II, 598.
— vgl. Gewebespannung.
Sparmannia, Reizausbreitung bei den Staubgefässen II, 470.
Specificität der Zellen und Organe II, 167.
Specifische Gestaltung, innere Ursachen II, 158.
Spectralbezirke, Bedeutung für die Eiweisssynthese I, 402.
— — des Zusammenwirkens der verschieden brechbaren Strahlen II, 121.
Spectralbezirke, Beeinflussung der Chlorophyllbildung I, 318.
— — der Orientirung der Chloroplasten II, 778.
— — — Tagesbewegungen II, 532.
— — — Transpiration I, 230.
— — — Variations- und Nutationsbewegungen II, 532.
— — des Wachsens und Gestaltens II 117.
— Curven für die Partialfunctionen II, 120.
— — — physiologische, chemische und physikalische Wirkungen II, 120.
— Einfluss auf die elektrischen Spannungsverhältnisse II, 871.
— — — die Kohlensäureassimilation I, 325.
— — — — paraheliotropischen Bewegungen II, 488.
— heliotropische Wirkung II, 577.
— phototactische Wirkung II, 778.
— schädigender Einfluss II, 319.
— Wachsthum und Production in denselben I, 337.
Spectrum des Chlorophylls I, 326.
— prismatisches und objectives I, 331.
Speicherorgane I, 610.
Speicherung, Demonstration I, 104.
— unnöthiger Stoffe I, 428.
— Ursachen I, 102.
Spermatozoiden, siehe Samenfäden.
Sphärokrystalle I, 67; II, 40.
Sphärometer II, 23.
Spindelfasern, chemische Qualität I, 56.
Spiraltracheiden, Zerreissung beim Wachsen II, 39.
Spirillum, siehe Bacterien.
Spirogyra, Wachsthumsoscillationen II, 21.
— Krümmungsbewegungen II, 381.
Spitze und Basis, Gegensatz beider II, 187.
Spitzenwachsthum II, 6.
Splintholz, Lebensdauer II, 286.
— Leitvermögen für Wasser I, 195.
Spontane Bewegungen, siehe autonome Bewegungen.
Sporangien, Fortschleudern II, 542.
Sporangienbildung der Pilze unter Paraffinöl II, 142.
Sporen, Abstossung II, 276.
— Ejaculation II, 540.

Sporen, Lebensdauer und Resistenz im ausgetrockneten Zustand II, 293, 327.
— passive Fortbewegung II, 699.
— Resistenz gegen Wärme II, 290.
— Ruhezeiten II, 264.
— Schädigung und Tödtung durch intensives Licht II, 318.
— Veränderung der Austrocknungsfähigkeit mit dem Keimen II, 325.
Sporenbildung und vegetatives Wachsen, Differenz der Temperaturansprüche II, 92.
— in Folge Nahrungsmangels, chemischer Einflüsse u. s. w. II, 135, 142, 248.
Sporenkeimung, Einfluss des weissen und farbigen Lichts II, 105, 118.
Sporenschläuche, Entleerung II, 540.
Spreizklimmer II, 398.
Sprengungen durch Wachsthumsenergie II, 144.
Sprosse, autogene und aitiogene Krümmungen II, 380, 391.
— biegungsfeste Construction II, 58.
— Erschlaffen durch Schütteln II, 65.
— Etiolement II, 99.
— Ersatz in Folge der Aenderung des Geotropismus II, 612.
— — Induction und photonastische Bewegungen II, 511.
— Geotropismus II, 562, 675.
— Gewebespannung II, 69.
— Heliotropismus II, 575, 676.
— Orientirungsursachen der Haupt- und Seitensprosse II, 546, 562, 676.
— — — kriechenden Sprosse II, 677.
— — — plagiotropen Sprosse II, 682.
— photonastische Bewegungen II, 484.
— Reproductionsfähigkeit II, 205.
— Senkung im Winter II, 495.
— tägliche Wachsthumsperiodicität II, 254.
— Thermonastische Bewegungen II, 495.
— Umwandlung in Wurzeln II, 166.
— Ursachen der Dorsiventralität und Anisophyllie II, 186.
— Veränderungen der heliotropischen Sensibilität II, 576.
— Veränderung des Zuckergehaltes beim Schütteln II, 672.
— Verlauf der tropistischen Krümmungsreaction II, 653.
— Verticibasalität II, 188.
— Wärmeproduction II, 839.
Sprosse, Wachsthumsschnelligkeiten II, 19.
— Wachsthumsvertheilung bei denselben II, 11.
Sprosspilze, siehe Saccharomyces und Hefe.
Sprosspol II, 188.
Sprossspitze, autogene und aitiogene Einkrümmung II, 385.
— Regeneration derselben II, 207.
Sprossstücke, geotropischer etc. Reactionsverlauf bei Fixirung der Spitze II, 633.
Sprosssystem, Beeinflussung des Wachsens durch Verletzung und Beseitigung der Wurzeln II, 158.
— correlative Entwickelung des Wurzelsystems II, 197.
Sprungvariation II, 240.
Stärke, Entstehung der zusammengesetzten Körner II, 41.
— Lösung durch Enzyme I, 507.
— im Milchsaft I, 594.
— Product der Kohlensäureassimilation I, 299.
— Reservestoff I, 608.
— in den Siebröhren I, 593.
— Umwandlung in Zucker bei niedriger Temperatur I, 514.
— Vorkommen und Verwendung im Stoffwechsel I, 472.
Stärkeanhäufung bei Kaliummangel I, 424.
Stärkebäume I, 618.
Stärkebildner I, 295.
Stärkebildung durch die Chromatophoren II, 40.
Stärkekörner, Bildungsweise der Schichtung II, 40.
— Doppelbrechung I, 70.
— künstliche II, 40.
— Molecularstructur I, 68.
— Otolithwirkung bei der geotropischen Reizung II, 642.
— Spannungen in denselben II, 73.
— Umlagerung durch Schwerkraft und Centrifugalkraft II, 789.
— Wachsthum II, 39.
Stärkemenge als Maass der Kohlensäureassimilation I, 306.
Stärkescheide, Bedeutung I, 587.
Stärkeumsatz in Holzpflanzen durch niedrige Temperatur I, 619.
Stärkewanderung I, 588.
Starrezustände II, 78, 532.

Statisches Moment, Beugungen durch dasselbe II, 685.
— — bei geotropischen Hebungen II, 657.
— — als Ursache der abendlichen Senkung des Blattes von Mimosa pudica II, 506.
Statolithentheorie II, 642.
Staubgefässe, autogene und aitiogene Bewegungen II, 385, 391, 445, 564, 694.
— Beispiele für Geotropismus II, 564, 694.
— chemische Reizungen II, 465.
— Contactreizbarkeit derselben II, 457.
— Reizfortpflanzung II, 470.
— Schlafbewegungen II, 485.
— Schnellbewegungen II, 539.
— seismonastische Reizbewegungen II, 434.
— Wachsthumsschnelligkeit II, 20.
— Wärmeproduction II, 838.
Steapsine I, 510.
Stearinsäure I, 478.
Stecklinge, Einfluss der Entwickelungsphase II, 184.
Stengel, siehe Sprosse.
Stengelknoten, active und passive Theile II, 665.
— geotropische Anregung des Wachsthums II, 651.
— Geotropismus II, 651, 656.
— von Tradescantia, Abhängigkeit des Geotonus von correlativen Beziehungen II, 613.
Stengelranken II, 413.
Stereoisomere Körper, differenter Nährwerth derselben I, 370.
Stickgasproduction I, 380, 540, 559.
Stickoxydul, Assimilation I, 399, 559; II, 396.
— Einfluss auf Reizbewegungen II, 534.
— Production I, 559.
Stickstoff, Assimilation des freien I, 383.
— — — — durch Leguminosen, Podocarpus, Elaeagnus I, 387.
— Beeinflussung der Assimilation des freien durch Stickstoffverbindungen I, 389.
— Kreislauf I, 283, 382.
— Verhältniss zur Phosphorsäure I, 423.
Stickstoffbacterien, Infection der Pflanzen durch dieselben I, 391.
— Symbiose mit Algen I, 386.
— in den Wurzelknöllchen der Leguminosen etc. II, 211.
Stickstoffbereicherung des Bodens I, 385.
Stickstoffentziehung durch die Ernte I, 383.
Stickstofffreie Körper, Entstehung aus stickstoffhaltigen I, 459.
Stickstoffgehalt der Pflanzen I, 378.
— Vertheilung auf Proteinstoff, Amide etc. I, 455.
Stickstoffhaltige Reservestoffe I, 455.
Stickstoffhunger I, 381.
Stickstoffnahrung I, 378, 397.
— chemische Constitution I, 398.
— Election derselben I, 397.
— und Erntegewicht I, 381.
Stickstoffsammler I, 383.
Stickstoffumtrieb und Stickstofföconomie I, 380.
Stickstoffverbindungen, Ausscheidung mit den Stoffwechselproducten I, 460.
— Bildung durch Synthese und Zerspaltungen I, 399, 459.
— formative und plastische I, 454.
— Nährwerth I, 378, 395.
— Speicherung und Auswanderung I, 597.
— Umsatz I, 458.
— Wanderung I, 588.
Stickstoffverlust I, 380.
Stimulatoren II, 440.
Stimmungsreize II, 85.
Stimmungswechsel, autogener und aitiogener II, 362, 391, 610, 675.
Stoffanhäufung, Ursachen I, 102.
Stoffaufnahme I, 73.
— Bedeutung der Transpiration I, 216.
— Einfluss elektrischer Ströme I, 88.
— Energiemittel bei derselben II, 889.
— functionelle Arbeitstheilung I, 130.
— Nachweis durch Plasmolyse I, 84.
Stoffausscheidung I, 112, 440.
Stoffaustausch, Bedeutung für die Reizverkettungen II, 225.
— Mechanik I, 73.
— Reizwirkungen durch denselben II, 224.
— Wege in Zellen und Geweben I, 73.
Stoffliche Zusammensetzung von Pflanzen I, 470.
Stoffumsatz, Accommodation an die Producte I, 513, 517.
— Bedeutung für die freie Bewegungsthätigkeit II, 793.
— Beeinflussung durch die Aussenbedingungen I, 512.
— begrenzte und unbegrenzte Production I, 517.

Stoffumsatz, Bildung besonderer Producte bei dem Zusammenwirken I, 516.
— chemische Einflüsse I, 514.
— Continuität in Folge der Ableitung der Producte I, 518.
— dauernder und facultativer I, 519.
— directe und indirecte Bedeutung für die Leistungen II, 876.
— Einfluss der Temperatur I, 514.
— Election bei demselben I, 518.
— Gegenreactionen I, 516.
— Gleichgewichtszustand I, 513, 517.
— mit positiver und negativer Wärmetönung II, 846.
— Production von Elektricität durch denselben II, 862.
— Regulation durch die Producte I, 517; II, 224.
— Regulation der Stoffanhäufung und Stoffwanderung I, 518.
— transitorische Störungen bei dem Uebergang zu neuen Bedingungen I, 513.
— ungleiche Beeinflussung der Partialfunctionen I, 512.
— — — Winterruhe II, 265, 273.
— wechselseitige Beeinflussungen I, 515.
— Zuckerbildung aus Stärke bei niedriger Temperatur I, 514.
Stoffumwandlungen beim Keimen I, 465, 470, 610.
— beim Reifen der Früchte I, 616.
Stoffwanderung I, 583.
— Anschluss an den Stoffaustausch der einzelnen Zelle I, 599.
— Arbeitstheilung mit der Gewebedifferencirung I, 585.
— bei Bäumen und Sträuchern I, 617.
— Bedeutung des Baues der Leitbahnen I, 604.
— — — Milchsafts I, 593.
— — der Plasmaverbindungen I, 602.
— Beschleunigung durch die Länge der Leitelemente I, 602.
— Beziehungen zwischen magazinirten und wandernden Stoffen I, 607.
— Einfluss der Plasmolyse I, 604.
— — — Sauerstoffentziehung I, 604.
— Energiemittel bei derselben II, 889.
— Entleerung im Hungerzustand und beim Absterben I, 597.
— in Früchten und Samen I, 616.
Stoffwanderung, Interpretation der Ringelungsversuche I, 590.
— bei Knollen, Zwiebeln, Rhizomen I, 620.
— künstliche Entleerung in das umgebende Wasser I, 603.
— Magazinirung in den Wanderbahnen I, 606.
— Mithilfe von Enzymen I, 604.
— Mittel zur Beschleunigung I, 602.
— regulatorische Lenkung I, 585, 603.
— und transitorische Speicherung I, 588.
— Trennung der wandernden Stoffe I, 586.
— unterbrochene Bahnen I, 601.
— Ursachen der Anhäufung oder Nichtanhäufung in den Wanderbahnen I, 601.
— — der Einengung in Leitbahnen I, 601, 605.
— — und Mechanik I, 599.
— — des Nichtauslaugens der magazinirten Stoffe I, 605.
— — der Wanderungsrichtung, der Ansammlung und des Auswanderns I, 600.
— Verlangsamung durch Anaesthetica I, 603.
— Verkorkung und Cuticularisirung als Regulationsmittel I, 605.
— Wanderung der Aschenbestandtheile I, 595.
— von Zelle zu Zelle I, 96.
— zweiseitige Wanderung I, 604.
Stoffwechsel, abbauender und aufbauender I, 436, 440.
— Allgemeinheit und Bedeutung I, 268, 437.
— Begriff I, 2, 270, 436.
— — von formativen, plastischen und aplastischen Stoffen I, 439.
— continuirliche Zertrümmerung von Proteinstoffen bei demselben? I, 461, 552.
— Definition von Secreten und Excreten I, 440.
— Endproducte und Nebenproducte I, 440.
— Energiegewinn durch denselben I, 437; II, 884.
— isodynamische Vertretung I, 580; II, 889.
— Producte bei Anaerobien I, 539.
— Production von Baustoffen I, 437.
— Selbstregulation I, 441, 517.
— Uebereinstimmung bei Pflanzen und Thieren I, 444.

Stoffwechsel, Unterschied von continuirlicher und regulatorischer Bildung von Stoffen I, 440.
— Verhältniss zur Athmung I, 438.
— vorbereitender I, 437.
— Wesen und Bedeutung der makro- und mikrochemischen Studien I, 445.
Stoffwechselproducte, Bestimmung derselben I, 445.
— Regulationen durch dieselben I, 517; II, 224.
— Separirung derselben in der Zelle I, 452.
— specifische Eigenthümlichkeiten I, 454.
— die verbreiteten I, 447.
Stomata, siehe Spaltöffnungen.
Stomatäre Transpiration I, 218.
Stossreizbarkeit II, 150, 436.
— vgl. seismonastische Bewegungen.
Stossweisses Wachsen II, 20.
Strahlen verschiedener Brechbarkeit, siehe Spectralbezirke.
Sträucher, Jahresperiode II, 259.
— Orientirungsursachen der Haupt- und Seitensprosse II, 684.
— Stoffwanderung und Reservestoffe I, 617.
Strömungen im Protoplasma, siehe Protoplasmaströmungen.
Strontium, Entbehrlichkeit I, 426.
Strophische Taxis II, 755.
Strophismus II, 549.
Strychnin, Giftigkeit II, 333.
Substratrichtung II, 594.
— Nähe- und Fernwirkung dabei II, 597.
Sulfate, Nährwerth I, 423.
— Reduction I, 558.
— Speicherung I, 84.
Sulfoharnstoff, ungeeignet als Schwefelquelle I, 423.
Süsswerden der Kartoffel I, 514.
Symbionten, Mittel zur Zusammenführung II, 218.
Symbiose, conjuncte und disjuncte I, 349.
— bei den Flechten I, 357.
— formative Erfolge II, 209, 217, 237.
— von Infusorien und Algen I, 357.
— der Knöllchenbacterien I, 390.
— mutualistische und antagonistische I, 349.
— stoffliche Beeinflussung bei derselben I, 515.
— verschiedene Arten der Vereinigung II, 219.
Symbiose, Verschmelzung und Nichtverschmelzung der Protoplasten II, 219.
— von Wurzeln und Pilzen I, 357.
Symbiotische Affinität, Differenz von der sexuellen Affinität II, 218.
— Beziehungen der Organe einer Pflanze I, 351.
— Vereinigung, Grenzen derselben II, 217.
Symbiotisches Zusammenwirken von Mikroorganismen I, 515, 570.
Symmetrieverhältnisse, Ursachen II, 186, 595.
Symplast I, 51.
Sympodien, Ursachen des veränderten Geotropismus II, 612.
Synanthrin I, 474.
Synanthrose als Wanderstoff I, 617.
Synthesen im Stoffwechsel I, 440.
Systole II, 731.

T.

Tactische Reactionen, apobatische und strophische II, 755.
— — Gleichgewichtslagen II, 758.
— — der locomotorischen Organismen II, 754.
— — öcologische Bedeutung II, 750.
— — durch phobische und topische Reizungen II, 755.
— Reizungen, Unabhängigkeit vom Zellkern II, 762.
— Sensibilitäten, Veränderlichkeit mit den Culturbedingungen II, 763.
Tagesbewegungen II, 476.
— auto- und geonyctinastische II, 510.
— Beeinflussung durch äussere Factoren und Combinationserfolge II, 501.
— Einfluss des farbigen Lichts II, 532.
— — der geotropischen Reizung und des statischen Moments etc. II, 507.
— Energie bei den Variationsbewegungen II, 524.
— Entstehung II, 488.
— Erlöschen bei constanter Beleuchtung und Verdunkelung II, 489.
— in Folge des Wechsels des Wassergehalts II, 499.
— Mechanik der Nutationskrümmungen II, 513, 528.
— — — Variationskrümmungen und der Nachwirkungsbewegungen II, 522.
— Registrirung derselben II, 493.

Tagesbewegungen sind nicht erblich II, 491.
— transitorische Reactionen und dauernde Verschiebung der Gleichgewichtslage II, 514.
— Ursachen der zeitlichen Verschiebungen der Periode II, 503, 505.
— Verhalten der einseitig operirten Variationsgelenke II, 524.
— vgl. auch photo- und thermonastische Bewegungen.
Tagesperiode des Blutens I, 248.
— der Zuwachsbewegung II, 253.
— — — allmähliche Induction und Nachwirkungen derselben II, 256.
Tagesschlaf bei Besonnung II, 488.
Tangentialspannung II, 68.
— der Vacuolenhaut I, 119.
Tannin, Assimilation desselben I, 423.
— siehe Gerbstoffe.
Tastreizbarkeit, Beispiele und Charakteristik II, 150, 436, 459.
Tasttüpfel II, 438.
Tastzirkel II, 23.
Taurin als Schwefelquelle I, 414.
Taxis, Definition II, 547, 756.
— Perceptionsort des Reizes II, 761.
— phobische und topische Reactionen II, 756.
— Reizbedingungen, Reizintensität etc. II, 762.
— Umwendung der phobischen und topischen Reactionsrichtung mit der Reizintensität II, 757.
Taxuszweige, Induction der Dorsiventralität II, 185.
Tellursäure I, 433.
Temperatur, Accommodation an höhere Temperatur II, 292.
— autogene und aitiogene Verschiebung der Cardinalpunkte I, 373; II, 91, 292.
— Begrenztheit der Accommodationsfähigkeit II, 90, 292.
— Einfluss auf aitionastische Bewegungen II, 531.
— — — Athmung und Gährung I, 570, 573.
— — — autonome Bewegungen II, 395.
— — — Bluten I, 245.
— — — Chlorophyllbildung I, 319.
— — — elektrische Spannungsverhältnisse II, 871.
— — — Farbstoffbildung I, 495.
Temperatur, Einfluss auf die geotropische Stimmung II, 512, 677, 792.
— — — Gewebespannung II, 74.
— — — intramoleculare Athmung I, 544.
— — — Kohlensäureassimilation I, 321.
— — — locomotorische und Plasmabewegungen II, 763.
— — — Oeffnungs- und Schleuderbewegungen II, 545.
— — — osmotischen Druck I, 120.
— — — die phototactische Stimmung II, 773.
— — — pulsirende Vacuolen II, 736.
— — — den Stoffumsatz I, 514.
— — — Spaltöffnungen I, 176.
— — — Transpiration I, 228.
— — — die tropistische Reizbarkeit II, 614.
— — — Wachsthum und Gedeihen II, 87.
— — — Wasseraufnahme und Wasserbewegung I, 211.
— formative Wirkungen II, 92.
— Herstellung constanter Temperaturen II, 95.
— localisirte Beeinflussung des Wachsthums II, 94.
— Minimum, Optimum, Maximum I, 373; II, 87, 91, 288, 764 etc.
— Schädigung und Tödtung durch ultramaximale II, 292.
— ungleiche Beeinflussung von Partialfunctionen II, 92, 611.
— Veranlassung und Regulation der jährlichen Periodicität II, 260.
— vgl. Erfrieren, Gefrieren, Kältewirkung, Wärme und Wärmebildung.
Temperaturgrenzen für Wachsen und Gedeihen II, 87, 288, 297, 531.
Temperatursummen II, 269.
Temperaturverhältnisse der Pflanze II, 847.
Temperaturwechsel, Einfluss auf Wachsthum II, 93.
— transitorische Beschleunigung der Thätigkeit II, 479, 765.
— als Ursache der thermonastischen Bewegungen II, 493.
— Wirkung bei Zunahme und Abnahme II, 753.
Tentakeln von Drosera, thigmonastische und chemonastische Bewegungen II, 460.
Tetanus II, 364.
Thallium I, 432.

Thalliumsalze, Giftigkeit II, 335.
Thallome I, 32.
Thaubildung, Bedeutung I, 143; II, 849.
Theilrädchen II, 23.
Theïn als Stoffwechselproduct I, 454.
Thermen, Vorkommen von Organismen in denselben II, 88.
Thermobacterien II, 87, 289.
Thermocleistogame Blüthen II, 496.
Thermodiffusion I, 186.
Thermoelektrische Nadeln II, 836.
Thermonastie bei infraoptimaler und supraoptimaler Temperatur II, 497.
Thermonastische Bewegungen II, 493.
— — des Blattes von Aldrovandia II, 457.
— — formaler Einfluss der Temperatur II, 531.
— — in Folge geogener Induction II, 511.
— — harmonisches und antagonistisches Zusammenwirken mit photonastischen Einflüssen II, 505.
— — Mechanik derselben II, 513.
— — wirken Steigerung und Abnahme der Temperatur in gleicher Weise? II, 504, 517.
— — transitorische Oscillationen und dauernde Verschiebung der Gleichgewichtslage II, 495, 514.
— — Wachsthumsbeschleunigung bei denselben II, 515.
— — siehe auch Tagesbewegungen.
— Organe mit gleichsinnig oder entgegengesetzt gerichteter Photonastie II, 497, 505.
Thermophile Bacterien, Temperaturansprüche II, 87, 289.
Thermostaten II, 94.
Thermosynthese, Begriff I, 273.
Thermotaxis II, 766.
Thermotonus II, 78.
Thermotropismus II, 579.
Thesium, Parasitismus I, 352, 355.
Thigmische Reizbarkeit II, 155, 458.
— Reize, Fortleitung II, 469.
Thigmomorphosen II, 155.
Thigmonastische Bewegungen II, 462.
— — des Droserablattes II, 460.
— Krümmungen, Mechanik II, 461.
Thigmotaxis II, 817.
Thigmotropische Bewegungen, Beeinflussung durch chemische Agentien II, 535.
— — Einfluss des Sauerstoffs II, 533.
Thigmotropische Bewegungen, Superposition der Reize II, 442.
— Reizbarkeit, Grösse der Sensibilität II, 423, 441.
Thigmotropismus II, 420, 547, 588.
— der Ranken (vgl. Ranken) II, 420.
— — — Unterbleiben der Reaction bei diffuser Berührung II, 430.
— Reizbedingungen und Reizprocess II, 436, 639.
Thiosinamin, ungeeignete Stickstoffnahrung I, 399.
Thiosulfat als Nährstoff I, 423.
Thonerde, Vorkommen und Bedeutung I, 432.
Thränen, siehe Bluten.
Thujazweige, Induction der labilen Dorsiventralität II, 182.
Thyllen II, 51.
— Bildungsursachen II, 157.
Tiefenlage, Bedeutung der Wurzelverkürzungen II, 16.
— Regulation derselben I, 139; II, 16, 675.
Titan I, 432.
Todessymptome II, 288.
Todesursachen, innere und äussere II, 283.
Tödtung durch die Aussenbedingung II, 279.
— — hohe Partiärpressung des Sauerstoffs I, 550; II, 132.
— — Wärme und Kälte II, 288, 297.
— — wechselseitige Beeinflussungen I, 515.
Tonotaxis, siehe Osmotaxis.
Tonus II, 78, 361.
— Begriff von anatonischen, katatonischen, metatonischen Reizen II, 361.
Topochemotaxis II, 799, 812.
Topogalvanotaxis II, 824.
Topophototaxis II, 771.
Topotaxis II, 755.
Torfmoose, Schädigung durch Kalksalze I, 435.
Torsionen II, 370, 386.
— autogene bei Blättern II, 691.
— bei der Blattorientirung II, 689, 693.
— geotropische II, 691.
— hygroskopische II, 543.
— der Internodien, Ursachen II, 614.
— Ursachen II, 692.
— Verlauf der tropistischen II, 654.
— bei windenden Stengeln II, 410.
Tortismus II, 549.

Toxalbumine I, 499.
Toxine I, 516.
Toxische Wirkungen, siehe Gifte.
Tracheen, Bedeutung bei der Stoffwanderung I, 589.
— Inhalt I, 205.
— Länge I, 184.
— Luftverdünnung in denselben I, 183.
— Permeabilität für Gase I, 165.
— Wasserleitung I, 196.
Tracheiden, gleitendes Wachsen II, 51.
Träger gleicher Oberflächenspannung II, 59.
Tragfähigkeit, Einfluss von Zug II, 148, 425.
— mit und ohne Turgorspannung II, 57.
— Zunahme bei den functionirenden Ranken II, 416, 425.
Tragmodul der Zellwand II, 61.
Tragvermögen der Pflanze II, 55.
Trajectorische Anordnung der Zellwände II, 54.
Transitorische Reizwirkungen durch den Wechsel der Aussenbedingungen I, 15; II, 80, 93, 109, 138, 364, 436, 478, 752.
Transpiration I, 216.
— Abkühlung durch dieselbe II, 831.
— Aenderung mit der Entwickelung I, 220.
— Bedeutung I, 217.
— — von Cuticula und Kork I, 218.
— — der Spaltöffnungen und Lenticellen I, 225.
— Beeinflussung durch Aussenbedigungen I, 226.
— in Folge der Eigenwärme I, 227; II, 831.
— Einfluss auf das Abwerfen der Blätter etc. II, 278.
— — von Bewegung und Erschütterung I, 230.
— — der Dampfsättigung I, 227.
— — des Lichts I, 229.
— — von Salzen I, 231.
— — der Temperatur I, 228.
— Förderung der Ausbildung der Wasserbahnen durch dieselbe I, 198.
— formative Reizwirkungen II, 142, 221.
— der Gase I, 169.
— Jahresperiode I, 232.
— Methodisches I, 222.
— Mittel zur Einengung I, 216.
— normaler Verlauf I, 232.
— Optimum für Gedeihen I, 217.
— regulatorische Einrichtungen I, 221.
Transpiration als Reiz für die Bildung von Fortpflanzungsorganen bei Pilzen II, 142.
— der Rinde I, 219.
— stomatäre I, 218.
— Tagesperiode I, 232.
Transpirationsgrösse I, 222.
— und Niederschlagsmenge I, 233.
Transpirationsschutz I, 219.
— durch Blattlage, Haare etc. I, 220.
— nordischer Pflanzen I, 213.
— durch Schleimhüllen I, 220.
Transpirationsstrom I, 192.
— siehe Wasserbewegung.
Transplantation II, 214.
— Anschluss der Leitbahnen I, 355; II, 218.
— Art und Weise der Verwachsung II, 218.
— Einfluss der Polarität auf die Vereinigung II, 217.
— functionelle Reizwirkungen in Folge der Vereinigung II, 216.
— mehrjähriger auf einjährige Pflanzen II, 216.
— Verlängerung der Lebensdauer in Folge der Inanspruchnahme der Unterlage II, 216.
— Wechselwirkung der Symbionten II, 214.
Transplantationsfähigkeit, Grenzen derselben II, 217.
Transport der Stoffe, siehe Stoffwanderung.
Transversalen bei der Zellwandanordnung II, 54.
Transversaler Tropismus II, 548, 559.
— — vgl. Plagiotropismus, Diatropismus etc.
Traubensäure, Spaltung durch Pilze I, 376.
Traubenzucker, siehe Dextrose.
Trauerbäume, Ursachen der Zweigrichtung II, 685.
— Verticibasalität der hängenden Zweige II, 194.
— Wachsthumsschnelligkeit II, 126.
Traumatische Beeinflussung der Anordnung der Chloroplasten II, 819.
— — — Athmungsthätigkeit I, 577.
— — — Elektricitätsproduction II, 873.
— — — tropistischen Reizbarkeit II, 606, 612.
— — des Wachsens und der formativen Thätigkeit II, 155, 612.
— Beschleunigung der Protoplasmaströmung II, 818.

Traumatische Protoplasmaströmung, Fortpflanzung des Reizes II, 818.
— Steigerung der Wärmeproduction und Ausbreitung der Reaction II, 841.
— Wanderung von Zellkern und Cytoplasma II, 819.
Traumatropische Reizung, Fortleitung II, 608.
Traumatropismus II, 590.
Trehalose, Vorkommen und Verarbeitung I, 475.
— als Reservestoff I, 608.
Trichiten I, 68; II, 40.
Trimethylamin-Exhalation I, 381.
Triosen, Vergährung I, 565.
Triticin I, 474.
Trockengewicht, Verminderung durch die Athmung I, 527.
Trockenperiode II, 259, 264.
Trockenstarre II, 78.
Trockensubstanz, Stickstoffgehalt I, 457.
Tropfaspirator I, 528.
Trophien, Definition II, 83.
Trophische Stoffe I, 270, 439.
Trophoplasma I, 41; II, 744.
Trophotaxis und Trophotropismus II, 581, 805.
Tropismus II, 83, 547.
— positiver, negativer, transversaler etc., Definitionen II, 548.
Tropisticum II, 553.
Tropistische Gleichgewichtslage kann aus verschiedenen tropistischen Wirkungen desselben Agens resultiren II, 554.
— — Modification durch autogene Veränderung der Sensibilität II, 554.
— — radiärer und dorsiventraler Organe II, 551.
— — Resultante aus dem Zusammenwirken mit anderen autogenen oder aitiogenen Bestrebungen und Inductionen II, 553, 556, 675.
— — Veränderung mit der Reizintensität II, 573, 624.
Tropistische Krümmungen, die active Region II, 652.
— — active und passive Zellen in Geweben II, 665.
— — in ausgewachsenen, verholzten Zweigen II, 562.
— — Bedeutung und Modification der Gewebespannung II, 557, 667.
Tropistische Krümmungen, mechanische Ausführung II, 651, 660.
— — durch Nutation, Variation und Combinationen II, 650, 669.
— — Plasmaansammlungen bei denselben II, 635.
— — Schnelligkeit und Verlauf II, 653, 656.
— — Turgorverhältnisse bei denselben II 668.
— — unterbrochene Actionszonen II, 656.
— — Veränderungen des Zucker- und Wassergehalts bei denselben II, 671.
— — bei Vereinigung differenter Elemente II, 638.
— — Verhalten bei Plasmolyse II, 671.
— — Wachsthumsregulation in Gewebecomplexen II, 637, 644, 665.
— — Zellmechanik bei den Nutations- und Variationsbewegungen II, 660, 667.
— — Zusammenhang mit der Wachsthumsvertheilung II, 655.
Tropistische Krümmungsbewegungen II, 356, 546.
— — specielle Fälle und Combinationen II, 673.
— Perception, Reizfeldtheorie II, 638.
— Perceptionsprocesse II, 636.
— photonastische und Dorsiventralität inducirende Wirkung durch dasselbe Agens II, 553.
— Reactionen im Innern der Zelle II, 760.
— — Modification durch die Reizintensität II, 550.
— — Zusammenhang mit Nastien II, 553.
— Reizbarkeit, autogene und aitiogene Veränderung der Stimmung II, 609.
— Reizbedingungen II, 629.
— Reize, Fortleitung derselben II, 601, 607.
— — gegenseitige Beeinflussung II, 616.
— — räumliche Trennung von Perception und Action II, 599.
— — Schwellenwerthe, Inductionszeit, Reactionszeit II, 620.
— Reizgrösse bei Ablenkung nach oben und unten II, 633.
— Reizprocesse, nähere Aufklärung II, 634.
— Reizung, Bedeutung der Hautschicht II, 636.
— — intermittirende II, 620.

Tropistische Reizungen, verschiedene Auslösungen durch ein Agens II, 636.
— — Nachwirkungen II, 623.
— — Trennung der Partialfunctionen II, 610.
— — ohne Zellkern II, 636.
— — durch Zusammenwirken von zwei oder mehr Auslösungen II, 555.
— Reizzunahme mit der Ablenkung aus der Gleichgewichtslage II, 632.
— Sensibilitäten, Abstumpfung durch Inanspruchnahme (Weber's Gesetz) II, 617, 625.
— — autogene und aitiogene Modification II, 550.
— — Bewegungen durch die Modification derselben II, 390.
— — inäquale Vertheilung derselben II, 558.
— — Sistirung durch Verwundung II, 606.
— — Specificität II, 550.
— Torsionen, Verlauf und Retorsion II, 654.
— Umstimmungen II, 550, 618, 625, 675.
— Wirkung des galvanischen Stroms II, 821.
— — der Röntgenstrahlen II, 579.
Tropistischer Reactionsverlauf an Sprossstücken bei Fixirung der Spitze etc. II, 633.
— Reizzustand in der Gleichgewichtslage II, 631.
Trypsin I, 511.
Tüpfel, Bedeutung für Wasserleitung I, 198.
Turgescenzzustand, Bedeutung für Wachsthum und Thätigkeit der Pflanze I, 322, 546; II, 137, 396, 497.
Turgonastie II, 498.
Turgor (vgl. auch osmotischer Druck) I, 117.
— Aufhebung durch Plasmolyse I, 116.
— Bedeutung der organischen Säuren I, 487.
— Einfluss auf die Oeffnungsweite der Stomata I, 174.
— — der Temperatur I, 120; II, 75.
— etiolirter Pflanzen II, 116.
Turgordehnung, Grösse derselben I, 65, 374.
— in der Wachsthumszone II, 66.
Turgorenergie, Aussenleistungen durch dieselbe II, 31, 147, 880.
Turgorenergie, Bedeutung beim Zellhautwachsthum II, 31.
— Ermittelung durch Plasmolyse I, 126; II, 377.
— verschiedener Stoffe I, 129.
— Verwendung zur Erzielung von Aussendruck II, 145.
Turgorgrösse und Stoffspeicherung I, 123.
— in Zellen I, 121.
Turgorregulation bei Speicherung von Reservestoffen I, 609.
— und Wachsthum II, 33, 145.
— bei Wechsel der Concentration des Aussenmediums I, 415.
Turgorschwankung bei den Stossreizungen II, 453.
— Ursachen I, 124; II, 376.
Turgorspannung II, 67.
— Bedeutung für Tragfähigkeit II, 57, 63.
— Fortdauer nach der Sauerstoffentziehung I, 580.
— Spritz- und Schleuderbewegungen durch dieselbe II, 538.
Turgorstoffe I, 122.
Turgorwechsel und Turgorregulation I, 121, 415; II, 376, 453.
— als Betriebsmittel der Variationsbewegungen II, 375.
— bei den photonastischen Variationsbewegungen II, 528.
— bei tropistischen Variationsbewegungen II, 660.
— als Ursache von Krümmungsbewegungen II, 498.
Tyrosin, Stickstoffnahrung I, 397.
— Stoffwechselproduct I, 454, 540.

U.

Uebergangsreizungen beim Wechsel der Aussenbedingungen I, 15; II, 80, 93, 109, 138, 364, 436, 478, 752.
Uhrfederranken II, 416.
Ultramaximale Einflüsse, werden kurze Zeit ertragen II, 280.
— Temperatur, Schädigung und Tödtung durch dieselbe II, 289.
Ultramaximum der Beleuchtung II, 318.
— und Ultraminimum II, 281.
Ultraviolette Strahlen, Bedeutung für Wachsen und Gestalten II, 119.
— — Einfluss auf die Kohlensäureassimilation I, 327.

Umdifferencirung II, 169.
Umgestaltende Reize II, 85.
Umstimmungsreize II, 85.
Umwachsen durch Hutpilze II, 151.
Undulirende Nutation II, 386.
Unnöthige Stoffe, Anhäufung I, 103, 428.
Unreife Samen, Keimung derselben I, 607.
Unterkühlung vor dem Gefrieren II, 310.
Unterschiedsempfindung II, 630, 755.
Unterschiedsschwelle bei tropistischer Reizung II, 625.
Unterschweflige Säure als Nährstoff I, 423.
Urase I, 503, 559.
Ureide, Nährwerth I, 372.
Urmeristem, Bedeutung II, 5.
— Beeinflussung durch das Soma etc. I, 29; II, 244.
— Erhaltung im Gipsverband II, 146.
— Frage der Polarität II, 193.
— labiler Inductionszustand II, 175.
Urmeristemzellen sind äquipotentiell II, 165.
— specifische Determinirung derselben II, 165.
Utricularia, Insectenfang I, 366.

V.

Vacuolen I, 35.
— Centraldruck durch die Hautschicht I, 119.
— pulsirende, siehe pulsirende Vacuolen.
— Speicherung von Stoffen I, 451.
— Stoffaustausch I, 77.
Vacuolenbildung I, 92.
Vacuolenhaut I, 77.
Valeriansäure, Production I, 540.
Vanadin I, 432.
Variation I, 26; II, 235.
— aitiogene und autogene II, 238.
— sprungweise (unbestimmt gerichtete, spontane, mutirende, single variation) und bestimmt gerichtete (adaptive, allmähliche, individuelle) II, 240.
— symbiogene II, 238.
Variationsbewegungen II, 354, 375.
— Ausführung mit und ohne Veränderung der osmotischen Energie II, 375, 528.
— autonome, siehe autonome Bewegungen.
— Bedingungen für maximale Arbeitsleistung II, 894.
— Energie der täglichen und der geotropistischen II, 524, 657.
Variationsbewegungen, Mechanik der photo- und thermonastischen II, 521.
— — der seismonastischen II, 446.
— — — tropistischen II, 660.
— mechanische Vermittlung und innere Ursachen II, 375.
— photonastische II, 483.
— seismonastische II, 446.
— tropistische II, 650.
— Veränderung und Ermittlung der Biegungsfestigkeit II, 377, 452, 523.
Variationsgelenke, Einfluss von Chloroform auf die Biegungsfestigkeit II, 527.
Vegetationspunkte, Bedeutung derselben II, 5.
— Gestalt der Zellen II, 7.
— intercalare II, 6, 11.
— Regeneration derselben II, 207.
— Ruhezeiten II, 265.
— Schutzeinrichtungen II, 14.
— Wachsthumsschnelligkeit im Vergleich zur Streckungszone II, 6.
Vegetationswasser I, 189.
Vegetationszonen II, 5.
— intercalare II, 11.
Vegetative Vermehrung II, 205.
— — unbegrenzte Erhaltung durch dieselbe II, 251.
Verbrennungswärmen II, 833, 836.
Verdauung, extracellulare I, 363.
Verdrängung, wechselseitige I, 435.
Vereinigungsgewebe II, 52.
Vergeilung II, 98.
Verholzte Wandungen, Elasticität und Cohäsion II, 60.
Verholzung I, 481.
— Bedeutung II, 61.
— und Wachsthum II, 37.
Verhungern II, 283.
Verkorkung, Bedeutung für die Regulation der Aufnahme und Ausgabe I, 605.
— der Zellhaut I, 484.
Verkürzung durch Wachsthum II, 15.
Verletzungen, siehe traumatische Einflüsse.
Vermehrung, vegetative II, 205.
Verschleimung der Zellhaut I, 484.
Vertheidigungsmittel, stoffliche I, 515.
Verticibasalität, autogene und aitiogene Induction II, 187.
— Beeinflussung der autogenen durch die Schwerkraft und andere Aussenfactoren II, 192.
— Ursprung derselben II, 194.

Verticibasalität, Verhalten der Sprosse etc. beim Umkehren II, 182.
Vertretung von Aschenbestandtheilen I, 404.
Verwachsung und Nichtverwachsung von Symbionten II, 219.
Verwundungen vgl. traumatische Einflüsse.
Vielzelligkeit, Bedeutung derselben II, 44.
Viscum, Ernährung I, 352, 355.
— Lichteinfluss auf Keimung II, 105.
Vitelline als Reservestoff I, 457.
Volumänderung mit dem Wassergehalt II, 74.
Volumenergie II, 877.
Volum- und Massenzunahme, Reizwirkungen hierdurch II, 223.
Volvocineen, Bewegungen II, 700.
— Phototaxis II, 772.
— pulsirende Vacuolen II, 730.

W.

Wachsarten I, 478.
Wachsbildung, Einfluss der Transpiration I, 221.
Wachseinlagerung I, 99.
Wachssecretion I, 112.
Wachsthum, Abhängigkeit von Athmung und Gährung I, 580; II, 131, 877.
— Accommodation an die Aussenverhältnisse und Verschiebung der Cardinalpunkte II, 79, 91, 137, 333.
— Aenderung des Wassergehalts dabei II, 33.
— durch Apposition und Intussusception II, 28.
— Arbeitsleistungen gegen Widerstände II, 146, 891.
— ausbauendes oder inneres II, 2.
— Ausbildung der Gewebespannung und Beeinflussung durch diese II, 38, 72, 145.
— Bedeutung der Combination der Aussenbedingungen II, 77.
— — des Phototonus II, 97.
— Bedingungen für die maximale Aussenarbeit II, 891.
— Beeinflussung der formativen Thätigkeit durch die Aussenbedingungen II, 80, 161, 247.
— Begriff II, 3.
— Beziehung zwischen Längen- und Dickenwachsthum II, 15.
— Bildung von Wasser- und Landformen II, 140.
Wachsthum, Curve für die Abhängigkeit von den Aussenbedingungen II, 78.
— — der Partialfunctionen II, 78.
— vgl. Dickenwachsthum.
— energetische Vermittelung II, 29, 884, 891.
— Erhaltung durch embryonale Zellen II, 5.
— formale Bedingungen und Nothwendigkeit des Zusammenwirkens derselben II, 77.
— gewisse Fortdauer nach dem Versetzen in ungenügende Bedingungen II, 79, 279.
— gleitendes II, 51.
— der isolirten Gewebe II, 73.
— Längenperiode II, 8.
— Minimum, Optimum, Maximum II, 78.
— morphogenes und formatives II, 2.
— Nährstoffoptimum II, 128.
— der Niederschlagsmembranen I, 90.
— nothwendige und entbehrliche Ausseneinflüsse II, 76.
— organisatorisches II, 28.
— projective Demonstration II, 22.
— Registrirung desselben II, 25.
— reproductives und regeneratorisches II, 204.
— der Stärkekörner II, 39.
— Streckungswachsthum der determinirten Zellen II, 6.
— tägliche Periodicität II, 252.
— und Turgordehnung II, 66.
— — Turgorregulation II, 32.
— verschiedene Arten desselben II, 3.
— mit und ohne Zelltheilung II, 42.
— Zerreissungen von Geweben dabei II, 39.
Wachsthumsbeeinflussung durch Austrocknen II, 267.
— — chemische Agentien II, 127.
— correlative II, 195.
— durch Contact II, 151.
— — Einkrümmung II, 149.
— — Elektricität II, 122.
— — Gifte II, 128.
— — Inductionsschläge II, 123.
— — Kohlensäure I, 316.
— — Licht II, 96 (vgl. auch Heliotropismus).
— localisirte durch Temperatur etc. II, 94.
— durch mechanische Eingriffe II, 145.
— — nothwendige und unnöthige Aussenbedingungen II, 76.

Wachsthumsbeeinflussung durch den plötzlichen Wechsel der Aussenfactoren II, 80, 93, 138, 364 etc.
— — Salzlösungen II, 147.
— — Sauerstoff I, 581; II, 131.
— — Schwerkraft und Centrifugalkraft II, 123 (vgl. Geotropismus).
— — die selbstthätige Veränderung des Nährmediums II, 134.
— — — Spectralbezirke II, 117.
— — — Temperatur II, 87.
— — den Turgescenzzustand II, 137, 497.
— — Verletzungen II, 155, 606, 614.
— — Wasserdruck II, 147.
— — Zug II, 148.
Wachsthumsbeschleunigung bei photo- und thermonastischen Reactionen II, 478, 514.
— durch submaximale Dosen von schädigenden Stoffen I, 409, 420; II, 128.
— bei der thigmotropischen Reizung der Ranken II, 428, 651.
— durch die Verdünnung der Luft II, 131.
Wachsthumsbewegungen II, 1, 353.
Wachsthumscurven, trajectorische II, 53.
Wachsthumsenergie II, 18, 144.
— und Athmungsthätigkeit I, 525.
— Druck- und Arbeitsleistungen durch dieselbe II, 144, 657, 891.
Wachsthumserweckung durch Beleuchtung II, 105, 615.
— durch chemische Reize II, 128.
— tropistische Reizung II, 651.
Wachsthumsgeschwindigkeit, Definition II, 18.
Wachsthumsgrösse II, 18.
Wachsthumshemmung durch chemische Einflüsse II, 128.
— im Hungerzustand II, 127.
— durch innere und äussere Ursachen II, 77, 176, 259.
— — intensives Licht II, 108.
— — Starrezustände II, 77, 529.
— — ultramaximale Bedingungen II, 280, 289.
Wachsthumsintensität II, 19.
Wachsthumskrümmungen, siehe Krümmungsbewegungen, tropistische Bewegungen etc.
Wachsthumsmechanik II, 26.
— bei autonomen Bewegungen II, 392.
Wachsthumsmechanik bei den photonastischen und thermonastischen Bewegungen II, 528.
— — der Reizbewegung der Ranken II, 432.
— — tropistischen Krümmungen II, 668.
— der Zellhaut II, 30.
Wachsthumsmessung, Methodisches II, 22.
— an gekrümmten Objecten II, 24.
Wachsthumsoscillationen II, 20, 255.
Wachsthumsperiode, grosse II, 8.
— Ermittelung derselben aus der relativen Länge der Internodien II, 10.
— jährliche, siehe Jahresperiode.
— tägliche, siehe Tagesperiode.
Wachsthumsregulirung bei den Schwimmblättern II, 141.
Wachsthumsreize vgl. die verschiedenen Reizvorgänge.
Wachsthumsrichtung vgl. die autogenen und aitiogenen Tropismen.
Wachsthumsschnelligkeit II, 18.
— und Grösse der Turgordehnung II, 34.
— Vertheilung derselben II, 9.
Wachsthumsschwelle II, 78.
Wachsthumsstörung durch Uebergangsreizungen II, 80, 93, 138, 330, 428, 478, 514, 651.
Wachsthumsthätige Region und Krümmungsthätigkeit II, 652.
Wachsthumsveränderung bei inverser Aufstellung II, 126.
Wachsthumsverkürzung II, 15.
Wachsthumsverzögerung bei hoher Aussenleistung II, 146, 891.
Wachsthumszone, apicale und intercalare II, 5, 14.
— Grösse der Turgordehnung in derselben II, 66.
— Länge derselben II, 13.
— Veränderungen der Länge II, 13.
— Vertheilung der Zuwachsbewegung in derselben II, 6, 10.
Wahlvermögen I, 102.
— Anhäufung nothwendiger und unnöthiger Stoffe durch dasselbe I, 103.
— Beeinflussung durch die Aussenbedingungen I, 108.
— Relation zwischen Wasser und Salzen I, 111.
— Veränderung mit der Entwickelung I, 106.

Wanderung der Stoffe, siehe Stoffwanderung.
Wandverdickungen bei Krümmungen II, 149.
Wärme, Abhängigkeit von der Umgebung II, 829, 850.
— Ausnutzung zu Arbeitsleistungen mittelst osmotischer Energie II, 882.
— Erhöhung der Temperatur durch Insolation I, 848.
— formale Bedeutung II, 87.
— Möglichkeit des Gedeihens bei negativer Wärmetönung II, 885.
— reale Temperatur der Pflanzen II, 829, 839.
— Resistenz gegen dieselbe II, 289.
— — ausgetrockneter Objecte II, 293.
— Resistenzveränderung mit Entwickelungsstadium und Aussenbedingungen II, 292.
— vgl. auch Temperatur.
Wärmeabgabe, Energieverlust hierdurch II, 888.
Wärmeausgleich in der Pflanze II, 847.
Wärmebildende und abkühlende Processe II, 829.
Wärmebildung II, 828.
— durch aerobe Athmung I, 527; II, 829, 839.
— bei der Alkoholgährung I, 579.
— — anaerober Thätigkeit II, 829, 845.
— Ausbreitung bei traumatischen Reactionen II, 841.
— Bedeutung calorimetrischer Untersuchungen II, 887.
— Einfluss der Partiärpressung des Sauerstoffs II, 841.
— — von Verletzungen II, 841.
— bei der intramolecularen Athmung II, 845.
— Nachweis mittelst thermoelektrischer Nadeln II, 836.
— — durch Zusammenhäufen II, 835.
— Periodicität II, 837, 843.
— bei Quellung I, 64; II, 830.
— — der Reizbewegung des Blattgelenks von Mimosa II, 454, 894.
— Uebereinstimmung mit der Athmungscurve II, 812, 830.
— Ursachen II, 829.
— Veränderung mit den Aussenbedingungen II, 841.
— im Vergleich zur activirten chemischen Energie II, 887.
Wärmebildung, Zweck derselben I, 578; II, 831.
Wärmedifferenzen in den Theilen einer Pflanze II, 847.
Wärmeleitung II, 848, 850.
Wärmemenge und Athmungsintensität II, 833, 840.
— Vergleich der berechneten und gefundenen II, 833.
Wärmeschutz II, 848.
Wärmeschwankungen und Gedeihen II, 847.
Wärmestarre II, 78, 289.
Wärmetod, Ursachen II, 290, 294.
Wärmetönung bei Fermentwirkungen I, 503.
— positive nicht allgemein nothwendig II, 885.
Wärmeverhältnisse der Pflanze II, 829, 839.
— Mangel einer Selbstregulation im Vergleich zu homoiothermen Thieren II, 829, 831, 834.
Wärmeverlust durch Strahlung, Verdampfung etc. II, 829, 849.
Wärmezustand, abkühlende und erwärmende Factoren II, 848.
— der Organe in der Natur II, 847.
Wasser, Beeinflussung des Wurzelsystems I, 137.
Wasser- und Landformen, Gestaltdifferenz II, 80, 141.
Wasserabtropfen durch capillare Wirkungen I, 259.
Wasseransammlung in Blattscheiden etc. I, 141, 235.
Wasseraufnahme, Aenderung an Schnittflächen I, 213.
— Beeinflussung durch Aussenbedingungen I, 212.
— durch Blätter I, 142.
— beim Durchschneiden unter Wasser I, 213.
— Einfluss der Temperatur I, 211.
— Relation zur Wasserabgabe I, 210.
Wasserauspressung bei Variationsbewegungen II, 376.
Wasserausscheidung I, 234.
— active (durch Druckfiltration) und plasmolytische I, 234.
— Bedeutung I, 258.
— Injection der Intercellularen durch dieselbe I, 258.
— in Nectarien, siehe Nectarien.
— Periodicität I, 260.

Wasserausscheidung aus pulsirenden Vacuolen II, 730.
— bei Reizbewegungen I, 257, 365; II, 376.
— aus unverletzten Pflanzen I, 254.
— — — — Ursachen und Mechanik I, 261.
— — verletzten Pflanzentheilen (vgl. Bluten). I, 236.
— — Wasserporen und Blattzähnen I, 250.
— Zusammensetzung des Secrets I, 262.
Wasserbahnen I, 195.
— Ermittelung mittelst Farbstoffen I, 199.
— regulatorische Ausbildung I, 198.
Wasserbedeckung, Hemmung der Production von Blüthen und anderen Fortpflanzungsmitteln II, 140.
— Wachsthumsregulirung der Schwimmblätter II, 141.
Wasserbewegung durch Druckfiltration I, 209.
— elektromotorische Wirkung II, 872.
— Energiemittel bei derselben I, 203; II, 890.
— Reizfortpflanzung durch dieselbe II, 230, 471.
— Transport von Nährstoffen durch dieselbe I, 585.
Wasserblätter und Luftblätter II, 140.
Wassercontact, Reizwirkungen durch denselben II, 422, 436, 459.
Wasserculturmethode I, 412.
Wasserdampf, Condensation I, 143.
— hydrotropische Reizwirkung II, 586.
Wasserdruck, Einfluss auf Wachsen II, 147.
Wassereinlagerung, siehe Imbibition und Quellung.
Wasserentziehung, gegenseitige durch wachsende Theile I, 194, 211; II, 74.
— vgl. Austrocknen.
Wassergehalt des Bodens I, 150.
— Bedeutung für Wachsthum II, 137.
— Einfluss auf die Athmung I, 576.
— — — — Gewebespannung II, 74.
— — — locomotorische und Plasmabewegungen II, 814.
— tägliche und jährliche Schwankungen I, 215.
— der turgescenten und lufttrockenen Pflanzen I, 191; II, 323.
— und Volumänderung II, 74.
— vgl. Turgor.
Wassergewebe I, 210.
Wasserhaltende Kraft des Bodens I, 150.
Wasserleitung in der transpirirenden Pflanze I, 192.
— Arbeitstheilung dabei I, 192.
— Bevorzugung der Längsrichtung I, 199.
— Einfluss der Aussenbedingungen I, 210, 226.
— Energie des Betriebs I, 195.
— Gasdrucktheorie I, 208.
— Imbibitionstheorie I, 208.
— im luftleeren Raum I, 206.
— Mechanik derselben I, 202.
— Saugwirkung dabei I, 193.
— Schnelligkeit I, 201.
— in umgekehrter Richtung I, 194.
— Veränderung der Leitfähigkeit I, 195, 209.
— Welken abgeschnittener Sprosse I, 213.
Wasserparasiten I, 355.
Wasserpflanzen, geringere Festigung derselben II, 56.
— Gewinn der Kohlensäure I, 314.
— Verlängerung in fliessendem Wasser II, 149.
Wasserporen I, 172, 259, 261.
— Secretionsthätigkeit I, 255.
Wasserspeicherung I, 210.
Wasserstoff, Giftwirkung auf Pelomyxa II, 335, 796.
— Oxydation desselben I, 532.
— Production bei der intramolecularen Athmung und bei anaerobem Leben I, 540, 557.
Wasserstoffsuperoxyd, Eindringen in den Protoplasten I, 83.
— Fehlen in der Zelle I, 554.
— Oxydationswirkungen in der Zelle I, 554.
Wasserverdampfung, siehe Transpiration.
Wasserverlust, zulässiger II, 322.
Wasserversorgung durch den Boden I, 147.
— Einfluss auf Abwerfen von Blättern etc. II, 278.
— optimale I, 181; II, 139.
— und Productionsthätigkeit II, 139.
Wasserwechsel, formativer Einfluss II, 140.
— hydronastische Bewegungen durch denselben II, 497.
Weber's Gesetz II, 814.
Wechselwirkungen, correlative und functionelle II, 195, 827.
— bei symbiotischen Vereinigungen II, 211.

Weichbast, Stoffwanderung in demselben I, 585.
Weinsäure als Nährstoff I, 370.
— Nährwerth der rechts- und linksdrehenden I, 376.
— als Nahrung von Anaerobien I, 539.
— — Stoffwechselproduct I, 485.
Welken, Aufheben durch Wassereinpressung I, 213.
— Hemmung des Wachsthums durch dasselbe II, 137.
— Ursachen I, 210.
Wettbewerb der Pflanzen I, 434.
Widerstandsfähigkeit, Abhängigkeit von der Stimmung etc. II, 280.
— gegen extreme Einflüsse II, 279.
Wiederbelaubung nach dem Entblättern II, 265.
Wimpern, siehe Cilien.
Wind, Einrichtungen für die Widerstandsfähigkeit II, 60.
Winden, Abhängigkeit von der Circumnutation II, 403.
— — — — Neigung und der Dicke der Stütze II, 409.
— Aufhören am Klinostaten und Abwickeln der jugendlichen Windungen auf demselben II, 393, 402.
— Bedeutung der Greifbewegungen II, 403.
— Begriff II, 370.
— Bildung freier Windungen II, 404.
— in Buschwerk II, 410.
— Einfluss von Aussenbedingungen II, 407.
— etiolirter Pflanzen II, 402.
— functionelle Reizwirkung desselben II, 404.
— Regelmässigkeit der Windungen II, 406.
— Unfähigkeit der ersten Internodien II, 406.
— Verhältniss zwischen der Anzahl der Windungen und der Circumnutationsumläufe II, 408.
Windepflanzen II, 398.
— Abhängigkeit der Circumnutation vom Schwerkraftreiz II, 392.
— Circumnutation derselben II, 382.
— ohne Contactreizbarkeit II, 402.
— mit Contactreizbarkeit II, 418.
— Druck gegen die Stütze II, 409.
— Heliotropismus derselben II, 412.
— homodrome Krümmung der Sprossspitze II, 405.
Windepflanzen mit Ranken II, 399.
— rechts- und linkswindende II, 407.
— Steilerwerden der Windungen II, 409.
— Zustandekommen der Circumnutation II, 393.
— — des Schlingens II, 401.
Windungen, sofortiges und nachträgliches Anpressen an die Stütze II, 408.
Windungsrichtung und Circumnutationsrichtung II, 407.
Winterfärbungen I, 319.
Winterknospen, Bildungszeit II, 266.
— frühzeitiges Austreiben nach der Entlaubung II, 168.
— grosse Periode derselben II, 12.
— Reservestoffe I, 617.
Winterruhe II, 259.
Wismuth I, 432.
Wolfram I, 432.
Wundholz II, 157.
Wundreize, siehe traumatische Reize.
Wundschutz durch Milchsaft I, 594.
Wurzelblätter, Anpressung an den Boden II, 689.
Wurzelentwickelung, Einfluss der Schwerkraft II, 125.
Wurzelfilz in Blumentöpfen I, 136.
Wurzelhaare, autonome Bewegungen II, 380.
— Bedeutung für Stoffaufnahme I, 133.
— Beeinflussung der Production durch Aussenbedingungen I, 138.
— Durchwachsungen II, 157.
— Fehlen der Tastreizbarkeit II, 459.
— Oberflächenvergrösserung durch dieselben I, 132.
— Verwachsung mit Bodentheilen I, 132.
— Wachsthumsbeeinflussung durch Contact II, 151.
— Wassersecretion I, 257.
Wurzelhöschen I, 133.
Wurzelkletterer II, 398.
Wurzelknöllchen, Bildungsbedingungen und Bedeutung I, 392.
Wurzelmykorrhiza I, 357.
Wurzelkraft, siehe Bluten.
Wurzeln, Activität der positiv geotropischen Krümmung II, 658.
— Aenderung des Grenzwinkels nach Decapitation II, 613.
— Aerotropismus II, 585.
— aitiogener Plagiogeotropismus der Hauptwurzeln II, 616.

Wurzeln, autonome Bewegungen II, 381.
— Bildung von Windungen II, 407.
— correlativer Ersatz und Neubildung II, 193.
— Eigenwinkel II, 562, 597.
— Einbohren in lebende Gewebe II, 145.
— Eindringen in Quecksilber II, 659.
— Einfluss des Decapitirens auf das Wachsthum II, 158.
— Elasticitätsverhältnisse II, 64.
— Etiolement II, 99.
— excentrische Verdickung II, 125.
— Galvanotropismus II, 593.
— Geotropismus der Haupt- und Seitenwurzeln II, 563.
— Gewebespannung II, 70.
— grosse Periode des Wachsthums II, 9.
— Heliotropismus II, 575.
— Hydrotropismus II, 586.
— Land- und Wasserwurzeln I, 137.
— Lichteinfluss auf die Zuwachsschnelligkeit II, 111.
— Lösungswirkungen im Boden I, 153.
— Modification des Geotonus durch Aussenbedingungen II, 615.
— Orientirungsursachen II, 546, 674.
— Proteinstoffsynthese in denselben I, 402.
— Reproductionsfähigkeit II, 205.
— Reservestoffe I, 617.
— Rheotropismus II, 588.
— — Perceptionsort des Reizes II, 589.
— Richtungsverhältnisse aufgepfropfter Wurzeln II, 613.
— Secretionen I, 85, 154.
— Sprengwirkung derselben II, 145.
— Stoffwanderung I, 612, 617.
— Tastreizbarkeit II, 459, 590.
— Thermotropismus II, 580.
— Traumatropismus II, 590.
— Umwandlung in Sprosse II, 166.
— Veränderung der Wachsthumsschnelligkeit in Wasser, Boden, Luft II, 141.
— Verlauf der geotropischen Krümmung II, 655.
— Vertheilung der Zuwachsbewegung II, 9.
— Verticibasalität II, 188.
— Wachsthumsschnelligkeiten II, 19.
— Wachsthumsverkürzung II, 15.
— Weber's Gesetz bei der geotropischen Reizung II, 627.
— Widerstandsfähigkeit gegen die Bodenwärme II, 295.
Wurzeln, zugfeste Construction II, 58.
Wurzelparasiten I, 355.
Wurzelpol II, 188.
Wurzelproduction, Einfluss einseitiger Beleuchtung II, 107.
— — der Einkrümmung II, 154.
— — — Ringelung I, 590.
— — — Schwerkraft II, 124.
Wurzelranken II, 416, 459.
Wurzelspitze, galvanotropische Sensibilität II, 594.
— geotropische Sensibilität II, 601.
— Regeneration derselben II, 207.
— Sistirung der tropistischen Sensibilität durch Verwundungen II, 606.
— traumatropische Perception II, 590.
Wurzelstöcke, siehe Rhizome.
Wurzelsystem, Accommodation I, 130.
— Aufnahmethätigkeit I, 132.
— Beeinflussung durch Aussenverhältnisse I, 136.
— Correlation mit dem Sprosssystem II, 197.
— Einfluss der Bodenbeschaffenheit I, 137.
— — — Concentration I, 137.
— Grösse desselben I, 135.
— bei Tief- und Flachaussaat I, 139.
Wurzelwachsthum, Einfluss der Temperatur II, 88.
— jährliche Periodicität II, 263.
— tägliche Periodicität II, 258.

X.

Xanthin, Stoffwechselproduct I, 454.
Xantophyll I, 298.
Xenomorphose I, 21; II, 82.
Xerophyten I, 216; II, 139.
Xylem, Jahresperiode der Zuwachsbewegung II, 15, 274.
— Stofftransport in demselben I, 585.
— Wasserleitung in demselben I, 196.

Z.

Zeiger am Bogen II, 23.
Zelle, Definition I, 51.
— diosmotische Eigenschaften I, 77.
— Entstehung ungleich grosser II, 43.
— Formänderung ohne Einbusse des embryonalen Charakters II, 169.
— Grösse der Turgordehnung II, 65.
— osmotische Druckspannungen in derselben I, 121.

Zelle, osmotisches System I, 77, 116.
— specifische Determinirung derselben II, 163, 168.
— Turgorursachen I, 117; II, 63.
— Verkürzungen II, 16.
— Wahlvermögen derselben I, 102.
— Wasserauspressung aus derselben I, 251.
— Zersprengung durch Turgordruck I, 122; II, 138, 329.
— Zunahme der Widerstandsfähigkeit mit Abnahme des Durchmessers II, 65.
Zellen, äquipotentielle, determinirte, inducirte, charakterisirte II, 170.
— lebendige Continuität derselben I, 97; II, 219, 225.
— specifische Theilungsgrösse II, 42.
— zeitweise oder dauernde Sistirung der Wachsthumsthätigkeit durch correlatives Wirken II, 176.
Zellformen, Entstehung verschiedener Formen in Geweben II, 50.
Zellgewebe, Bildung durch Zellvereinigung II, 52.
— Separation der Zellen II, 50.
— Wandbrechungen und Abrundungen in demselben II, 51.
Zellgrösse bei mechanischer Hemmung des Wachsthums II, 43, 146.
— grosse Periode derselben II, 8, 42.
— Veränderlichkeit aus inneren und äusseren Ursachen II, 43.
Zellhaut, Abhängigkeit der Bildung vom Zellkern I, 45; II, 227.
— actives und plastisches (passives) Wachsen II, 30.
— Bewegungen durch Elasticitätsänderung II, 375.
— Bildung derselben I, 482; II, 30.
— Differenzen der Permeabilität für Gase und Wasser I, 160.
— diosmotische Eigenschaften I, 79, 99.
— Doppelbrechung I, 70.
— Durchbohrung durch Pilze I, 361.
— Einlagerung von Fremdkörpern I, 99, 484; II, 34.
— Elasticitätsänderungen II, 670.
— Elasticitäts- und Cohäsionsverhältnisse II, 60.
— elastische Nachwirkung II, 62.
— Entspannung bei der Arbeitsleistung gegen Widerstände II, 32, 145, 892.
Zellhaut, Festigkeit im trockenen und nassen Zustand II, 61.
— Flächenwachsthum der entspannten Membran II, 34.
— Gasaustausch durch dieselbe I, 165.
— Incrustation I, 115.
— Metamorphosen I, 483.
— Molecularstructur I, 69.
— Neubildung I, 521; II, 221.
— — nach Plasmolyse I, 483.
— osmotische Spannung I, 116; II, 880.
— von Plasma durchzogen? II, 36.
— plastische Dehnbarkeit II, 62.
— Regeneration II, 208.
— Schichtenspannung II, 67.
— Veränderungen II, 36.
— Verdickung im Gipsverband II, 149.
— Verhältniss von Flächen- und Dickenwachsthum II, 36.
— Verholzung, Verkernung, Verkorkung etc. I, 481, 484.
— Verkieselung I, 429.
— Verschiedenheit der physikalischen Eigenschaften in den Wandschichten II, 62.
— Wachsthumsmechanik II, 30.
— Wachsthumsstillstand in verholzten Membranen II, 37.
— Zusammensetzung I, 479.
Zellhautenzyme I, 361, 477, 508.
Zellhautwachsthum, Abhängigkeit von der Zellhautqualität II, 37.
— durch Apposition und Intussusception II, 30.
— Bedeutung der Turgorspannung II, 31.
— Beziehung zur Lage des Zellkerns und zu Plasmaansammlungen II, 38.
— Einfluss der Beleuchtung II, 116.
— — von Einlagerungen II, 37.
— energetische Vermittlung II, 30, 884, 891.
— Regulation desselben II, 37.
— Sistiren durch Entziehung des Sauerstoffs II, 31.
— ohne Turgordehnung II, 35.
Zellkern, absolute und relative Grösse II, 44.
— active und passive Locomotionen II, 740.
— amöboide Bewegungen II, 712, 741.
— Anordnung bei Vielkernigkeit I, 49.
— Bedeutung bei Reizprocessen II, 367.
— Entbehrlichkeit bei der Cilienbewegung II, 705.

Zellkern, Entbehrlichkeit für die galvanotactische Reizung II, 825.
— Fehlen desselben II, 745.
— Function desselben I, 42.
— Lage und Zellhautbildung I, 50.
— Lebendfärbung I, 80.
— Nothwendigkeit bei Zellhautbildung und Wachsthum II, 175, 227.
— Organ des Protoplasten I, 36.
— passive Fortbewegung im Cytoplasma II, 726.
— und Proteinstoffsynthese I, 402.
— relatives specifisches Gewicht desselben II, 791.
— als Träger der Erbmasse II, 235.
— traumatropische Reactionen II, 819.
— tropistische Reizungen bei Fehlen desselben II, 636, 825.
— Uebertritt in Nachbarzellen II, 225, 741.
— Umlagerung durch Centrifugalkraft II, 789.
— Veränderungen in Folge chemischer Reizwirkung bei den Carnivoren II, 467.
Zellkerntheilung, Abhängigkeit vom Sauerstoff I, 581.
— amitotische II, 48, 744.
— Beeinflussung durch Aussenverhältnisse II, 744.
— Mechanik derselben II, 745.
— Reduction der Chromosomen II, 49.
— und Zelltheilung II, 45.
— — — Wirkungslosigkeit des Magnetismus II, 123.
Zellkernverschmelzung, Bedingungen und Ursachen II, 745.
Zellplatte II, 45.
Zellsaft, saure und alkalische Reaction I, 490.
— vgl. Vacuolen.
Zellstoffbalken II, 59.
Zelltheilung, Abweichungen von der rechtwinkligen Schneidung der Wandungen II, 47.
— Anordnung der Wandungen II, 47.
— äquale und inäquale II, 44, 791.
— Ausschaltung der Wandbildung II, 46.
— Bedeutung der Oberflächenspannung II, 47.
— Einfluss von Druck auf die Wandrichtung II, 47.
— — von Licht II, 112.
Zelltheilung, inäquale bei einseitiger Plasmaanhäufung II, 44.
— und Kerntheilung II, 45.
— — — Beeinflussung durch Aussenbedingungen II, 49.
— ist kein einfacher physikalischer Vorgang II, 46.
— Separation der Partialfunctionen II, 45.
— Ursachen derselben II, 223.
— und Wachsthum II, 42.
Zellwand, Verdickung in Folge geotropischer Reizung und Einkrümmung II, 669.
Zellwände, Leitvermögen für Wasser I, 204.
Zellwandungen, Anordnung nach Periclinen, Anticlinen, Transversalen II, 54.
— kappenförmige (coaxiale) und gewöhnliche (confocale) Schichtung II, 55.
— primäre und secundäre Anordnungen II, 52.
— Princip der rechtwinkligen Schneidung II, 53.
Zerplatzen bei Concentrationswechsel II, 138.
Zerreissungen beim Abwerfen von Blättern etc. II, 277.
Zink als Reizmittel I, 373.
— Vorkommen und Bedeutung I, 431.
Zinksalze, Giftwirkung II, 335.
Zinn I, 432.
Zitterfreier Tisch II, 23.
Zoocecidien II, 210.
Zoosporangien, Entleerung II, 542.
Zoosporen, siehe Schwärmzellen.
Zucker, Anhäufung bei niedriger Temperatur I, 514, 618.
— im Blutungssaft I, 244.
— Einfluss auf Lichtentwickelung der Leuchtbacterien II, 857.
— hemmender Einfluss auf Nitrobacterien II, 333.
— Nährstoff für Pilze I, 367.
— Product der Kohlensäureassimilation I, 299.
— Secretion I, 263.
— vgl. Dextrose, Lävulose, Mannit etc.
Zuckerarten, Aufnahme I, 83.
— chemotropische Reizwirkung II, 584, 801.
— als Nahrung der Anaerobien I, 539.
— Stärkebildung aus denselben I, 308.
— Vergährung derselben I, 565.
— Wanderung derselben I, 588.

Zuckerdrüsen I, 235.
Zuckergehalt, Veränderung durch Schütteln II, 454.
Zugfestigkeit II, 56.
Zugreiz, irrige Behauptung Hegler's II, 425.
Zugspannung II, 67.
Zugwurzeln II, 16.
Zusammenwandern von Organismen II, 827.
Zuwachsbewegung vgl. Wachsthum.
Zuwachsgrössen II, 18.
Zwangsdrehungen II, 386.
Zweige, Orientirungsursachen der plagiotropen II, 682.
— Torsionen derselben II, 694.
Zweigklimmer II, 415.
Zwiebeln, Athmungsenergie I, 529.
— Athmungssteigerung durch Verwundung I, 577.
— Jahresperiode II, 260.
— Regulation der Tiefenlage II, 16, 676.
— Reservestoffe und Stoffwanderung I, 620.
— Ursachen für das Zurückhalten der gespeicherten Stoffe I, 605.
— Wärmebildung II, 832, 841.
Zygoten, Bildungsbedingungen II, 134, 142.
Zymase I, 503, 559.
Zymogene I, 505.

Druckfehlerberichtigungen.

Band I.

p. 81, Anm. 2 lies Hansteen statt Hanstein.
p. 103 letzte Zeile lies Fig. 9 statt Fig. 6.
p. 280, Zeile 9 von oben ist hinter 1265000 zu setzen Million.
p. 348, Anm. 1 lies 1886 statt 1866.
p. 407, Anm. 1 lies Bd. 20. statt Bd. 30.
p. 414, Zeile 3 von unten lies 1,15 Proc. statt 1,7 Proc.
p. 415, Zeile 2 von oben lies 11,5 Proc. statt 17 Proc.
p. 436, Zeile 16 von oben, sowie in der Ueberschrift auf p. 438, 440 etc. lies Bau- statt Bau.
p. 454, Zeile 18 von oben lies Phenylalanin statt Phenylabanin.
p. 498, Anm. 7 lies Bd. 4 statt Bd. 14.
p. 520, Zeile 6 von oben lies complexe statt complete.
p. 522, Zeile 13 von unten lies ein statt sein.
p. 563, Zeile 10 von oben muss es heissen: Die Befähigung zu einer Gährthätigkeit bedingt nicht,
p. 566, Zeile 28 von oben lies Kohlensäurereproduction statt Kohlensäurereduction.
p. 574, Anm. 4 lies 1883 statt 1893.

Band II.

p. 89, Zeile 4 von oben lies Brewer statt Creek.
p. 92, Anm. 2 lies Schübeler statt Schiebeler.
p. 122, Textzeile 3 von unten lies Hettlingen statt Heltlingen.
p. 142, Anm. 4 lies Jungner statt Junger.
p. 173, Anm. 1, Zeile 3 von oben lies Weisse statt Weise und Bd. 30 statt Bd. 31.
p. 237, Anm. 1, Zeile 4 von unten lies Ber. d. botan. Gesellsch. statt Botan. Ztg.
p. 266, Anm. 1 lies 1896 statt 1898.
p. 272, Anm. 2 lies Tagesperiode statt Jahresperiode.
p. 375, Textzeile 2 von unten lies II, § 137, statt II, 137.
p. 421, Zeile 22 von oben lies einseitig statt allseitig.
p. 426, Zeile 13 von oben lies das statt da.

Bei Hinweisen auf spätere Kapitel ist in Kap. I bis X zu setzen: Kap. XVI statt Kap. XVII; Kap. XV statt Kap. XVI; Kap. XIV statt Kap. XV.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

